



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# **Esfenodontes [Reptilia, Lepidosauria] del Cretácico Superior de Patagonia : Anatomía y filogenia**

**Apesteguía, Sebastián**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Fernández, Marta

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2008

Acceso en:  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120126000943>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

ESFENODONTES (REPTILIA, LEPIDOSAURIA) DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE  
PATAGONIA: ANATOMÍA Y FILOGENIA

Por: Sebastián Apesteguiá

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS  
NATURALES

Directora: Marta Fernández

## ESFENODONTES (REPTILIA, LEPIDOSAURIA) DEL CRETÁCICO SUPERIOR DE PATAGONIA: ANATOMÍA Y FILOGENIA

Página de Jurado y Calificaciones

## RESUMEN

El presente trabajo de tesis tiene como objetivo principal el estudio de los lepidosaurios esfenodontidos que habitaron la Patagonia argentina durante el Cretácico Superior, con especial interés en el eilenodontino “*Priosphenodon*” *avelasi*, el mayor y más completo de los esfenodontidos terrestres conocidos, así como restos de especímenes fragmentarios provenientes del norte y centro de la Patagonia.

Para poder comparar y ubicar dichos esfenodontes en su contexto, fueron estudiados también materiales jurásicos inéditos de gran relevancia. Uno es importante por proceder de la provincia de Chubut (Patagonia Central), y los otros, de la Formación Morrison (EEUU), son importantes por formar parte de la única otra fauna conocida que incluye eilenodontinos. A partir de la revisión taxonómica de los esfenodontidos de la Formación Morrison, de la que se conocían dos taxones certeros y uno dudoso, fue posible reconocer al menos 6 taxones: un eilenodontino, dos esfenodontinos, tres especies de *Opisthias* y cuatro cráneos inéditos indeterminados de formas basales del grupo corona. Se concluye que entre los materiales de Patagonia hay presentes tres especies del esfenodontido *Kaikaifilusaurus*: la holotípica, *K. calvoi*; la mejor preservada, *K. avelasi*, y una tercera inédita. También se ha notado la presencia de un esfenodontido pequeño relacionado a *Opisthias* y uno grande relacionado a *Lamarquesaurus*. Se reestudiaron los holotipos de *Kawasphenodon expectatus* y *Lamarquesaurus cabazai*, así como material del Bajo de Santa Rosa, Río Negro, que representa el registro más antiguo del género *Sphenodon*.

El material estudiado consistió en numerosos esqueletos incluyendo cráneo y postcráneo preservado en forma tridimensional pudiendo lograrse en muchos casos el estudio individual de cada hueso. Habiéndose colectado ejemplares juveniles de varios tamaños se han podido observar las principales dimensiones alométricas del desarrollo de *K. avelasi*. La distribución de musculatura y tejidos vasculares de *S. punctatus* se ha utilizado con el fin de mapear esta información en el taxón patagónico y, en el caso de la musculatura, proponer su ubicación y relación con las características masticatorias. A la vez, se diferencian los aparatos masticadores de *K. avelasi* y *S. punctatus* por la posesión en el primero de un agudo instrumento de corte anterior, pero carente de estructuras positivas o puntas de quiebre en el palatino. Se han considerado las características tafonómicas del yacimiento portador con el fin de interpretar las condiciones excepcionales de preservación reinantes, concluyendo que representa una tafocenosis de escape. La situación paleoecológica implicada por la presencia de grandes y numerosos ejemplares de *Kaikaifilusaurus* en varios ambientes cretácicos de Patagonia son acordes a las peculiaridades de su anatomía, muchas peramórficas, como el gran tamaño, el pico agudo, el desarrollo de una cámara aductora cerrada y la condición eupropalinal. Se discuten las particularidades que llevaron a una extinción selectiva a los distintos clados de esfenodontidos, ocurrida principalmente a fines del Cretácico inferior y del Cretácico superior.

La supervivencia de un único linaje y sus relaciones con los escamados, supuestos responsables de su desaparición, son considerados bajo el concepto de que *Sphenodon* es un taxón derivado, poseedor de novedades evolutivas, muchas neomórficas y relacionadas a ser parte de un linaje periantártico confinado a la supervivencia en un hábitat insular. Se han definido y rediagnosticado 4 entidades supragenéricas conocidas y una innominada. Se han enmendado tres diagnósicos genéricos y dos específicos, y cuatro taxones menores fueron adicionados. El análisis filogenético realizado sustenta la monofilia de Sphenodontidae, Opisthodontia y Sphenodontinae. La aplicación de los resultados a un cladograma calibrado muestra que los esfenodontidos tuvieron dos grandes radiaciones evolutivas, una durante el Triásico superior y otra durante el Jurásico superior. El cladograma muestra que el gigantismo entre los esfenodontidos pudo desarrollarse cuatro o cinco veces en forma independiente.

Palabras clave: Esfenodontidos, vertebrados, Cretácico, Patagonia, Argentina



## ABSTRACT

The present thesis work has as main objective the study of the sphenodontid lepidosaurs that inhabited the Argentinian Patagonia during the Late Cretaceous, with special interest on the eilenodontine “*Priosphenodon*” *avelasi*, the largest and more complete of the known terrestrial sphenodontids, as well as fragmentary remains from the north and center of Patagonia.

In order to compare and place those sphenodontians in their own context, very important unpublished Jurassic materials were also studied. One of them is important because it comes from the Chubut Province (Central Patagonia) and the other, from the Morrison Formation (USA), are important because they form part of the only other known fauna that includes eilenodontines. From the taxonomical review of the Morrison Formation sphenodontids, which included two certain taxa plus one doubtful, it was possible to recognize at least six taxa: an eilenodontine, two sphenodontines, three species of *Opisthias* and four unpublished indeterminate skulls belonging to basal forms of the crown-group. It is concluded that among the Patagonian materials there are three species of the sphenodontid *Kaikaifilusaurus*: the holotype, *K. calvoi*; the better preserved, *K. avelasi*, and a third unpublished one. There is also a small sphenodontid related to *Opisthias* and a large one related to *Lamarquesaurus*. The holotypes of *Kawasphenodon expectatus* and *Lamarquesaurus cabazai* were re-studied, as well as material from the Bajo de Santa Rosa, Río Negro, which represents the oldest record of the genus *Sphenodon*.

The studied material consisted in several skeletons, including skull and postcranium with a 3D preservation, allowing in many cases the study bone by bone. After the collection of several sizes of juvenile specimens the main allometric dimensions were observed for the development of *K. avelasi*. Miological and vascular distribution of *S. punctatus* were used to reconstruct this information in the Patagonian taxon and, in the case of muscles, to propose the location and features of the masticatory abilities. Additionally, masticatory apparatus in *K. avelasi* is separated from *S. punctatus* in having the former an acute tool for anterior shear, but devoid of any positive structure or breaking device in the palatine. The taphonomical features of the quarry were considered in order to understand the exceptional preservational conditions. The conclusion is that it responds to a scape taphocenosis. The paleoecological situation implied for the presence of large and abundant individuals of *Kaikaifilusaurus* in several Cretaceous environments of Patagonia are in agreement with the peculiarities of its anatomical features, several of them peramorphical, such as the big size, acute beak, the closed adductor chamber and the eupropalinal condition. The particularities that drove different sphenodontid clades to selective extinction episodes, mainly at the end of the Lower Cretaceous and of the Upper Cretaceous, are also discussed.

The survival of a single lineage and its relationships with the squamates, putative responsables of their extinction are considered under the view of *Sphenodon* as a derived taxon, owner of evolutionary novelties, many of them neomorphical and related to being part of a periantarctical lineage and the insularity of its survivorship. Four known and one unnamed suprageneric entities were defined and rediagnosed. Three generic and two specific diagnoses were emended, and four unnamed minor entities were added. The phylogenetic analysis developed provides support for the monophily of Sphenodontidae, Opisthodontia and Sphenodontinae. The application of these results to a calibrated cladogram shows that sphenodontids had two main evolutionary radiations, one during the Upper Triassic and the other during the Upper Jurassic. Additionally, the cladogram shows that gigantism among sphenodontids could have occurred independently four or five times.

Key words: Sphenodontids, vertebrates, Cretaceous, Patagonia, Argentina

## INDICE

Cubierta	i
Página de Jurado y Calificaciones	ii
Resumen	iii
Abstract	iv
Índice	v
Dedicatoria	viii
Agradecimientos	ix
Presentación	x
 1-INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	 1
1.1-Lepidosaurios y grupos relacionados	1
1.2- <i>Sphenodon</i> ¿Un fósil viviente?	8
1.3-Diversidad	11
1.4-Distribución estratigráfica y geográfica de los esfenodontes	16
1.5-Nuevos hallazgos	26
2-OBJETIVOS	28
3-MATERIALES Y MÉTODOS	29
3.1-Material	29
3.2-Anatomía	39
3.3-Programa de trabajo	43
3.4-Traducción de términos específicos de la literatura en inglés	44
3.5-Equipo utilizado	44
3.6-Acceso a la bibliografía	45
3.7-Dataciones	45
4-ABREVIATURAS	46
4.1-Abreviaturas anatómicas	46
4.2-Abreviaturas institucionales	49
4.3-Abreviaturas geográficas	50
5-ESFENODONTES DEL TRIÁSICO	51
5.1-Panorama global	51
5.2-Esfenodontes del Triásico de América del Sur	54
6-ESFENODONTES DEL JURÁSICO	60
6.1-Introducción a los esfenodontes del Jurásico	60
6.2-Esfenodontes del Jurásico inferior (Liásico)	61
6.2.1-Gales, Gran Bretaña	61
6.2.2-Paikasigudem, India	61
6.2.3-Otros lugares de Gondwana	65
6.3-Esfenodontes del Jurásico Medio	65
6.3.1-El Cañón del Huizachal, México	66
6.3.2-Cerro Cóndor, Argentina	68
6.4-Esfenodontes del Jurásico Superior	79
6.4.1-Calizas litográficas europeas	80
6.4.2-Formación Morrison, Colorado a Wyoming, Estados Unidos	83
6.4.2.1-El grupo corona	87
6.4.2.2-Opisthodontia	88
6.4.2.2.1- <i>Opisthias</i>	88

6.4.2.2.2-Eilenodontinae	100
6.4.2.3-Sphenodontinae	114
6.4.2.4-Eupropalinales indeterminados	121
7-ESFENODONTES DEL CRETÁCICO INFERIOR	134
7.1-Introducción a los esfenodontes del Cretácico	134
7.2-Neocomiano	134
7.2.1-Purbeck, Gran Bretaña	135
7.2.2-Cerin y Canjuers, Francia	136
7.3-Aptiano-Albiano	138
7.3.1- Pietraroja, Italia	138
7.3.2-Formación Kootenai, Montana, Estados Unidos	139
7.3.3-Tepexi de Rodríguez, México	140
7.3.4-Annoual, Marruecos	143
8-ESFENODONTES DEL CRETÁCICO SUPERIOR BAJO	146
8.1- <i>Kaikaifilusaurus calvoi</i>	147
8.2- <i>Kaikaifilusaurus</i> en Huaniman, Chubut	150
8.3. <i>Kaikaifilusaurus</i> en Tres Cerros, Chubut	157
9-KAIKAIFILUSAURUS AVELASI	160
9.1-La Buitrera	160
9.2-Sistemática	172
9.3-Osteología	175
9.3.1-Cráneo	175
9.3.2-Mandíbula	255
9.3.3-Dentición	277
9.3.4-Esqueleto postcraneano	284
9.4-Alimentación, Estructura y Musculatura alimentaria	329
9.4.1-Propalinalidad	329
9.4.2-Estructura craneana y masticación	330
9.4.3-Dieta	336
9.4.4-Reconstrucción de la Anatomía blanda	345
9.4.4.1-Sistema vascular	345
9.4.4.2-Musculatura de masticación	346
9.5-Encefalización, órganos de los sentidos y etología	363
9.6-Ontogenia	373
9.7-Otros esfenodontes en La Buitrera	380
10-ESFENODONTES DEL CRETÁCICO TERMINAL (CAMPANIANO-MAASTRICHTIANO)	385
10.1- Formación Allen, Río Negro	388
10.1.1-Material de Buenos Aires	389
10.1.2-Material de Lamarque: <i>Lamarquesaurus cabazai</i>	392
10.2-Los Alamitos, Río Negro	404
10.3-Un posible esfenodonte en el Cretácico de Álava, Iberia	414
11-RELACIONES FILOGENÉTICAS	420
11.1- Antecedentes, problemática y análisis previos	420
11.2-Análisis	427
11.3-Resultados	429
11.4-Tiempo de divergencia de los linajes	430
11.5-Soporte de los clados de importancia para el Cretácico	432

12-EVOLUCIÓN, TAMAÑO Y BIOGEOGRAFÍA	435
12.1-La diversidad de los no-diversos	435
12.2-Desarrollo heterocrónico y tamaño corporal	437
12.3-Biogeografía	444
13- LA DECLINACION TERCIARIA DE LOS ESFENODONTES. ¿VICTIMAS DE K/P O EXCLUSION Y COMPETENCIA?	452
13.1-La extinción K/P	453
13.2-Esfenodontes en el Terciario	457
13.3. La supervivencia de <i>Sphenodon</i> , el tuatara	458
14-LOS ROLES Y ZONAS ADAPTATIVAS DE LOS ESFENODONTES EN LOS ECOSISTEMAS GONDWÁNICOS ¿PUEDEN SER CONSIDERADOS INDICADORES PALEOAMBIENTALES?	464
15-CONCLUSIONES	472
BIBLIOGRAFÍA	481
APÉNDICE 1: TABLA DE MEDIDAS	523
APÉNDICE 2: LISTADO DE CARACTERES	525
APÉNDICE 3: MATRIZ DE DATOS	531
APÉNDICE 4: MAPEO DE SINAPOMORFÍAS EN NODOS (APO)	532

*A vos, viejo, que me llevabas al museo y te aguantabas que te contara cosas intercalando nombres impronunciables para un abogado, pero siempre estuviste ahí, firme, eterno;*

*a vos, ma, que me enseñaste como enfrentar la vida de cada día con humildad y entereza;*

*a vos, Nico, querido hermano, que me acompañaste cazando los sapos que yo no me animaba a agarrar y mateando largo al charlar de la vida que se abría ante nuestra adolescencia recién llegada,*

*a vos, Vancho, hermano, que me acompañaste en aquel frío invierno en el jeep y me arreglaste tantas veces los vehículos de campo;*

*a vos, Evi, amor, que sos testigo de este esfuerzo y compañera de las alegrías y pesares que lo acompañaron;*

*a ustedes, los viejos, los curiosos, los que me precedieron, Jenófanes, Aristóteles, Al-Jahiz, Buffon, Muñiz, Ameghino, Simpson, que han peleado con pasión contra las tinieblas de la ignorancia y en cuyas páginas me sumergí fascinado tantas veces;*

*a los geólogos de antes, Wichmann, Windhausen, Schiller, Groeber, que abrieron tantas puertas,*

*y a los geólogos de ahora, Héctor Leanza, Alberto Garrido, Tito Andreis, Cuerda, Sunesen, Dangaus, Marce Krause, y tantos otros, de quienes disfruté saberes e inolvidables momentos.*

*a Cacho Ruiz y Ricardo Berger, que gracias a su aguante con el laburo pude hacer mi carrera,*

*a ustedes, los paleolocos vocacionales, los que rara vez obtienen un título y que caen de a miles en las batallas perdidas frente a los huestes de paleontólogos ocasionales, los que llegaron a esto por azar y que, aunque puedan ser maravillosos profesionales o personas, nunca sintieron esa fascinación por las cosas inexplicables de lo antiguo, que nos acompañaron desde chicos.*

*a vos, lector, que te tomás la molestia de buscar información en este mamotreto querido y molesto, seguramente ya desactualizado para cuando lo leas.*

*a los demás, los que pusieron el cuero tantas veces, los cito en agradecimientos.*

## AGRADECIMIENTOS

Esta es tal vez la parte más difícil de esta contribución, ya que a lo largo de los varios años transcurridos pueden mezclarse olvidos. Muchos han desaparecido de mi vida, otros siguen, pero alguna vez fueron la mano necesaria en el momento justo. Vaya por lo pronto mi profunda gratitud:

A las instituciones que me dieron el lugar y ámbito de trabajo: El MACN, en especial, bajo la dirección de Edgardo Romero y la Fundación Félix de Azara bajo la dirección de Adrián Giacchino. Ambos en su momento creyeron en mí y supieron darme el apoyo institucional que precisaba.

A Evi, que supo de tantas vacaciones reemplazadas por campañas y llegadas tarde a casa, y a mis viejos, a quienes va dedicada.

A los grandes investigadores nacionales como Bona (J. F. Bonaparte) por esa mezcla tan rica y desorientadora de palmadas de aliento y tirones de orejas y Rosendo, por alentar siempre al “vasquito”.

A Marta, mi directora, que tomó el timón en medio de la tormenta y lo supo llevar a aguas calmas. A Zulma, que supo aconsejar a este tesista, a Fernando E. Novas que a pesar de nuestras grandes diferencias supo entusiasmar me con el tema y darme el primer gran empujón, a Guille Rougier y Diego Pol, por años de amistad y confianza, a Ale Kramarz, por mantener mi lugarcito a pesar de las idas y vueltas, a José Luis Carballido que me dio una gran mano con el análisis filogenético.

A investigadores extranjeros como Pete Makovicky, por amistad sincera y confianza, y por el importantísimo apoyo económico dado a las campañas en las que se colectó el material. A Víctor Hugo Reynoso por algunos consejos y resoluciones de dudas, a Ralph Molnar, que siempre estuvo dispuesto a dar una palabra de aliento y proveer bibliografía necesaria, a Susan Evans y Marc Jones, que desde las islas siempre respondían los pedidos de bibliografía o las dudas que surgían, a Hans -D. Sues por bibliografía, a Alison Cree por ofrecer respuestas sobre el actual tuatara, a Casey Holliday por proveer información abundante sobre la musculatura temporal de los reptiles. A Olivier Rieppel, Jacques Gauthier y Maureen Kearney por interesantes charlas en Chicago. A Attila Ősi, László Makadi, Marton Rabi y Gabor Botfalvai por ayuda y amistad. A Randy, mi hermanito gringo, que me despabiló sobre los téidos.

A los encargados de colecciones, como Carlos Muñoz (MPCA), siempre bien dispuesto a dar una mano; a Maria del Carmen Perrillat (UNAM, México); a Sam McLeod y Luis M. Chiappe (LACM) por el acceso a los esfenodontidos de Morrison y al segundo también por abrirme las puertas de su casa; a George Callison por permitirme estudiar los esfenodontes por él colectados.

A quienes contribuyeron permitiendo el acceso a sus campos o brindando información para la búsqueda, como la familia Avelás (Raúl, Esther, Estela, Miguel, Roberto y Misha), la familia Fernández (Don Marcelo y su hija Lidia, juez de Paz de Cerro Policía), a las familias Pincheira y Zúñiga, nuestra querida gente de El Manzano (Doña Tika (Filomena Ávila), Delia, Irma, Carlos, Evaristo); a la familia Montoya; a la familia Terduño (Miguel y familia, Lencho, Eduardo), a Don Soto, a Don Parodi, y a tantos otros que nos dieron una mano allá por la estepa.

A mis compañeros de campo, los ocasionales y los de fierro, sin quienes nada de esto hubiera sido posible, es decir a Jorge González, Fabián González, Silvina de Valais, Pablo Gallina, Augusto Haro, Lucia Ballarino, Santiago Reuil, Luciana Caviglione, Federico Agnolín, Gabriel Lío, Lula Vagge, Diego Pol, Magalí Cárdenas, Analía Forasiepi, Marcelo de la Fuente, Hector Leanza, Hugo Corbella y Eve, Alejandro Navarro Falcón, Harry Pazo, Facundito “mamut” Blanco Villalba, Pablo Chiarelli, Alberto Garrido, Marcelo Krause, Ale Otero, el “juje” Haluza, Ana Carignano, Attila Ősi, Giovanni Ríos Cordero, los pibes de Lamarque, Leandro Canesa (el cane, de Trelew), Jim Holstein, Nathan Smith y Evi. En especial al “Colo” Salinas y su familia, mecánico de 4x4, salvador de científicos en apuros mecánicos y, como si fuera poco, hallador de fósiles.

También a Juan Canale y al Juje de nuevo, que tanto nos ayudaron en la logística de campaña, además de alimentar el alma descansando en El Chocón, así como a la familia Chaftrat de General Roca. A personajes contingenciales, que sin saberlo, ayudaron a recorrer el camino, como los técnicos Orlando Gutiérrez, del MACN y Pablo Puerta, hoy del MEF, que me enseñaron los primeros pasos en esta ciencia.

A los preparadores, los que extraen el misterio de las rocas, en especial a los geniales: Alejandro Navarro Falcón, Marcelo Isasi y Akiko Shinya, y a los humanos pero imprescindibles Jorge González, Sonia Cardozo, Magalí Cárdenas, Harry Pazo, Fede Brisson Egly, Agustín Scanferla y Quique Villalba.

A The Jurassic Foundation, SECyT, el Rotary Club de Caseros y la Asociación Tierra de Exploradores que, indirectamente, contribuyeron a la realización de esta tesis.

Finalmente, a Oscar E. Ruiz y Ricardo Berger, de la Dirección Nacional de los Registros de la Propiedad Automotor que me permitieron hacer mi carrera mientras trabajaba para ellos.

## UN FÓSIL

*Un fósil no **descubierto** es una promesa breve, es morir de sed en la vastedad del desierto.*

*Un fósil no **colectado** es una certeza de astillas y arena, una estatua de hielo olvidada al sol.*

*Un fósil no **preparado** es un sabio dormido, un libro comprado y nunca leído.*

*Un fósil no **investigado** es un ingeniero taxista, una biblioteca usada como mueble.*

*Un fósil no **publicado** es una princesa dormida cuidada por un dragón, un harem olvidado y oculto envejeciendo a pasos del camino.*

*Un fósil no **difundido** es una torre de egoístas, una fiesta para uno.*

*Un fósil no **conservado** es un bebé bajo la ventana abierta en el más crudo invierno.*

*Un **funcionario** que impide o dificulta cualquiera de estas acciones es un traidor a la tierra sobre la que los suyos erigen su historia, a la humanidad que busca el conocimiento del suelo que pisa, a la ilusión de sus hijos y es un adalid en el brazo armado de la ignorancia.*



Figura 1. Cráneo del holotipo de *Kaikaifilusaurus avelasi* (MPCA 300), fotografiado por H. Canuti.

## 1. INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

*“Quien ha visto el fondo de las cosas y de la tierra, y todo lo ha vivido para enseñarlo a otros, propagará su experiencia para el bien de cada uno. Ha poseído la sabiduría y la ciencia universales, ha descubierto el secreto de lo que estaba oculto. Quien tenía noticia de lo anterior al Diluvio, emprendió largos viajes, con esfuerzo y fatiga, y sus afanes han sido grabados en una estela.”*

Gilgamesh (V rey de Uruk, Sumeria), tablilla I, col. I (4.750 AP)

*“Diríase que todo ya está en este libro babilónico.  
Sus páginas inspiran el horror de lo que es muy antiguo  
y nos obligan a sentir el incalculable peso del tiempo”*

Jorge L. Borges, en referencia al Gilgamesh

### 1.1. LEPIDOSAURIOS Y GRUPOS RELACIONADOS

Los Lepidosauria (Duméril y Bibron, 1839; Haeckel, 1866) o lepidosaurios, son un clado de reptiles (entendiéndose a éstos como grupo natural, incorporando a las aves) que incluye al ancestro común de *Sphenodon* Gray 1872 y los escamados, así como a todos sus descendientes (Gauthier *et al.*, 1988). Los lepidosaurios, con unas 7.391 especies reconocidas (Benton, 2005), constituyen hoy día uno de los grupos más diversos de reptiles. La totalidad de los reptiles (incluyendo a las aves) alcanza las 18.271 especies, la mayor diversidad específica entre los tetrápodos actuales.

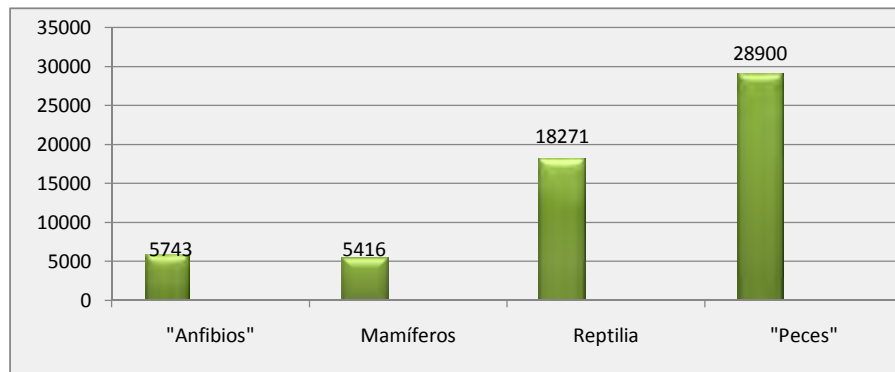


Gráfico 1. Comparación del número de especies reconocidas en los distintos grupos de vertebrados vivos (datos tomados de Benton, 2005). Reptilia incluye aves y excluye sinápsidos. Peces y anfibios entre comillas por ser grupos parafiléticos.



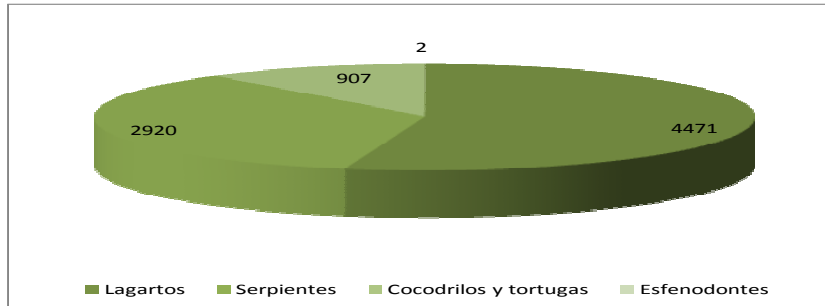


Gráfico 2. Comparación en torta del número de especies reconocidas de los reptiles no avianos vivientes. Los esfenodontes, en verde claro, no llegan a ser visibles en el gráfico.

La historia del grupo al que pertenecen, los Lepidosauromorpha, definido como los reptiles más cercanos a *Sphenodon* y los escamados que a los arcosaurios (Gauthier *et al.*, 1988), se inicia a fines del Paleozoico. El grupo incluye tanto reptiles caminadores (e.g., *Saurosternon* y *Paliguana*), como planeadores (e.g., *Kuehneosaurus* e *Icarosaurus*), según los grupos incluidos en el siguiente esquema (ver también el cladograma de la figura 1):

## Diapsida

Araeoscelidia

Sauria

Archosauromorpha

Archosauria

Lepidosauromorpha

*incertae sedis*: *Palaeagama vielhauri*

Younginiformes

*Acerosodontosaurus piveteaui*

## Younginoidea

*Youngina capensis*

## Tangasauridae

*Kenyasaurus mariakaniensis**Thadeosaurus colcanapi**Tangasaurus menelli**Hovasaurus boulei*

## Lepidosauriformes

*Paliguana whitei**Saurosternon bainii*

## Taxón innominado

## Kuehneosauridae

*Kuehneosaurus latus**Kuehneosaurus latissimus**Icarosaurus siefkeri*

## Lepidosauria

Tras una importante radiación entre el Carbonífero y Pérmico (Carroll, 1988), los lepidosauromorfos sufrieron una importante reducción en el número de sus linajes coincidente con la extinción de fines del Paleozoico.

A lo largo del Triásico, tras recuperarse las faunas de la extinción Permo-triásica, el grupo corona de lepidosauromorfos, los lepidosaurios, se diversificaron notablemente, así como lo hicieron otros grupos de gran importancia en la historia de los vertebrados terrestres: los Mammalia, los Dinosauria y los Chelonia.

Ya desde principios del Triásico, los lepidosaurios incrementaron fuertemente tanto su diversidad específica como su disparidad anatómica (Rieppel, 1994; Carroll, 1988), lo que los llevó a ser uno de los grupos de mayor importancia entre los reptiles vivientes. Se destacan en ellos las características mencionadas: un alto número de especies y un llamativo abanico de morfologías corporales, hábitats y tamaños (Camp, 1923; Broom, 1925).

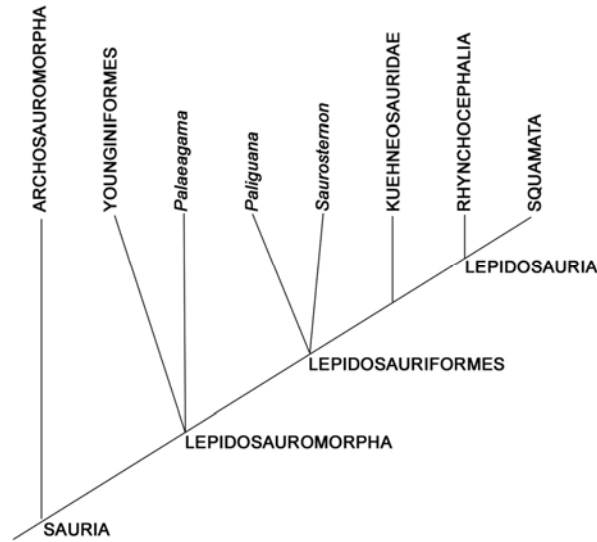


Figura 1. Cladograma mostrando las relaciones de parentesco de los lepidosauromorfos con otros saurios (Tomado de Gauthier *et al.*, 1988).

La historia del grupo corona Lepidosauria es conocida a través del registro desde el Triásico Superior (Datta y Ray, 2006) hasta la actualidad, lo que permite adicionar a los caracteres osteológicos provenientes tanto de los taxones vivientes como del registro fósil, los caracteres de la anatomía blanda corroborables en los primeros. Gauthier *et al.* (1988) y Evans (2003) diagnosticaron a los Lepidosauria mediante los siguientes caracteres óseos y de anatomía blanda:

- 1) Abertura cloacal transversal que alberga en bolsillos eversibles de las esquinas posteriores un par de hemipenes en los machos. En *Sphenodon* son rudimentarios.
- 2) Segmento sexual del riñón.
- 3) Lengua con muesca distal, probablemente relacionada al sistema vomeronasal.
- 4) Presas pequeñas capturadas con la lengua.
- 5) Reducción del proceso ciliar del ojo.
- 6) Tendón de la membrana nictitante anclado a la pared orbital (*m. retractor bulbi* o septo interorbital).
- 7) Párpado inferior con *tenon* (disco cartilaginoso).
- 8) Ecdisis o muda bien desarrollada, involucrando distintas generaciones epidérmicas ligadas a una alternancia cíclica entre queratogénesis  $\alpha$  y  $\beta$ .

- 9) Línea media dorsal de escamas modificadas proyectadas.
- 10) Escamoso extendido anteriormente, comúnmente hasta el nivel del basicráneo, excluyendo o casi, junto con el yugal, al postorbital del borde de la fenestra temporal inferior (carácter preservado en forma original en *Gephyrosaurus*, *Clevosaurus*, *Iguanios*, *Autarcoglossos*, *Eguialosaurios*, *Mosasaurios*, *Gekos*, siendo difícil de evaluar en los últimos cuatro grupos).
- 11) Lacrimal reducido.
- 12) Columelas inperforadas.
- 13) Parasfenoides edéntulo
- 14) Canal abducens completo y *dorsum sellae* bien desarrollada. En pocos diápsidos fósiles se conoce la superficie dorsal del basiesfenoides. En lepidosaurios, se marcan claramente los canales pares para los nervios abducens (Evans, 1980), que ingresan al basiesfenoides posterodorsalmente y emergen de la *dorsum sellae* anteriormente (Oelrich, 1956). La ausencia de canales en lepidosaurios de visión (y nervios abducens) reducida confirma su pertenencia a esos nervios.
- 15) Cóndilo mandibular formado sólo por el hueso articular, con el surangular bordeando por fuera.
- 16) Dientes implantados en la mandíbula en forma superficial.
- 17) Articulaciones intervertebrales accesorias de tipo zigósforo y zigantro.
- 18) Vértebrales caudales con septos autotómicos.
- 19) Esternon fuertemente fusionado prenatalmente.
- 20) Xifisternón reducido o ausente.
- 21) Surco ectepicondilar transformado en foramen prenatalmente.
- 22) Metacarpales simétricos (II y IV reducidos).
- 23) Pelvis fusionada en adultos.
- 24) Ilion forma menos del 80-85% del área acetabular, y la hoja ilíaca en angosta y fuertemente inclinada en sentido posterior.
- 25) Ilion con reborde púbico.
- 26) Región anteromedial del pubis rotada dorsalmente.
- 27) Articulación de rodilla de tipo lepidosaurio, donde la fíbula interactúa con un receso lateral del fémur (no con el extremo, como en muchos tetrápodos).
- 28) Pie con el central lateral fusionado al astrágalo prenatalmente.
- 29) Astrágalo y calcáneo se fusionan antes de la edad adulta (o de la fusión de escápula y coracoides) en lepidosaurios (Gauthier et al, 1988), produciendo un

tipo especial de junta mesotarsal con astragalo-calcaneo fusionado.

- 30) Tarsal distal I ausente, por lo que el astrágalo-calcáneo contacta al primer metatarsal.
- 31) Tarsal distal V ausente.
- 32) Metatarsal V en forma de gancho.
- 33) Centros de osificación secundaria en epífisis de los huesos largos e inserciones musculares (tubérculo basioccipital, proceso retroarticular, arcos neurales, extremo posterior del ilion y otros puntos de la pelvis, juntas de rodilla y codo), una condición independientemente adquirida por los mamíferos (Haines, 1969).
- 34) Proceso de hipercalcificación antes de llegar al tamaño máximo (epífisis, anillos traqueales, hioides, epicoracoides, supraescápula, hipoisquion, sesamoides, esternón, costillas esternales, xifiesternón, costillas inscripcionales, restos de cartílago interorbital).
- 35) Hueso compacto de origen periostial es virtualmente avascular, denso y laminar (de Ricqlès, 1977).
- 36) IV tarsal distal agrandado.

Los Lepidosauria, a su vez, se dividen en dos linajes principales: los Rhynchocephalia (Günther 1867 *sensu* Gauthier *et al.*, 1988) o rincocéfalos, de gran importancia numérica desde el Triásico hasta mediados de la Era Mesozoica, y los Squamata (Oppel, 1811) o escamados. De acuerdo con el registro fósil, la historia evolutiva de los escamados comprende los últimos 235 millones de años, desde el Triásico Superior de India (Datta y Ray, 2006) hasta la actualidad, y conformando desde muy temprano una importante porción de la fauna de vertebrados terrestres (Estes y Price, 1973; Estes y Báez, 1985; Carroll, 1988).

Los rincocéfalos, a su vez, incluyen a *Gephyrosaurus bridensis* Evans, 1980, y a los Sphenodontia Williston, 1925 (preferido a “Sphenodontida” Estes, 1983, según recomendación de Benton, 1985) o esfenodontes. Las formas basales comparten con los escamados la posesión de un oído medio que evidencia una función de ajuste de impedancia, una barra temporal incompleta y epífisis óseas como osificaciones independientes (Haines, 1969), lo que evidencia su origen común. Los rincocéfalos comparten los siguientes caracteres sinapomórficos (Gauthier *et al.*, 1988), todos ellos osteológicos:

- 1) Parietal con proceso postfrontal reducido y postfrontal con proceso posterior que excluye al postorbital del parietal.
- 2) Postorbital suprayace a la parte distal del postfrontal dándole a éste una forma trapezoidal en vista dorsal.
- 3) Lacrimal muy reducido y apenas visible en vista lateral.
- 4) Palatino ensanchado lateralmente, con hilera dentaria lateral agrandada, restringiendo la región anterior de la fenestra suborbital.
- 5) Cuadrado con proceso pterigoideo extendiéndose hasta antes de los *tubera basioccipitales*.
- 6) Dentario con largo proceso posterior que se extiende más de la mitad de la distancia entre el proceso coronoideo y el cóndilo articular.
- 7) Esplenial ausente.
- 8) Articular con fuerte cresta anteroposterior que divide su superficie dorsal.
- 9) Articular con superficie glenoidea tan ancha como larga.

Los esfenodontes incluyen a todos los rincocéfalos más cercanamente emparentados a *Sphenodon punctatus* que a *Gephyrosaurus bridensis*, compartiendo los siguientes caracteres osteológicos sinapomórficos (Gauthier *et al.*, 1988):

- 1) Dientes de forma distintiva, incluyendo pocos dientes marginales de gran tamaño, fusionados a su respectivo hueso dentóforo (acrodoncia). Regionalización (Robinson, 1976) entre dentición juvenil de tamaño alternado que permanece anterior y dentición de base amplia y con rebordes y algo comprimida lateralmente, que permanece posterior.
- 2) Mandíbula con región coronoidea prominente.
- 3) Premaxilar con dientes que van siendo reemplazados por crecimientos pares del hueso premaxilar hasta formar un pico óseo.
- 4) Palatino ensanchado lateralmente, restringiendo la región anterior de la fenestra suborbital. Este carácter potencia al (4) mencionado para los rincocéfalos.
- 5) Palatino con cuatro o cinco dientes anteriores agrandados.
- 6) Lacrimal ausente (no osifica).
- 7) Yugal suprayace bastante al cuadradoyugal lateralmente, extendiéndose posteriormente hasta más de la mitad de la fenestra temporal inferior.
- 8) Yugal contacta al escamoso en el margen posteroventral de la fenestra temporal

inferior.

- 9) Cuadrado angosto, desprovisto de concavidad (*conchia*) lateral (Robinson, 1973).

Carroll (1988) aporta otros caracteres presentes en el grupo, pero compartidos también con otros lepidosaurios: Parietal con su foramen más cercano al frontal que en otros lepidosaurios; parietal con proceso supratemporal corto; escamoso que cubre mayormente al cuadrado en vista lateral; escamoso con proceso dorsal largo; supratemporal ausente o no evidente por fusión al escamoso; postfrontal muy grande se extiende posteriormente encimándose sobre el parietal; cuadrado portando un gran tímpano; cuadrado con foramen agrandado (Robinson, 1973); cuadrado vertical en vista lateral y no más alto que la mitad de la altura de la órbita; palatino con hilera de dientes paralelos a la hilera maxilar; dientes de la región palatina ausentes, excepto por la hilera palatina y unos pocos dientes vomerinos; proceso retroarticular reducido; vértebras caudales con procesos transversos reducidos; esternón grande y osificado, que articula con los coracoides; huesos largos con epífisis complejas; tarso unificado (astrágalo-calcáneo) en relación a una articulación mesotarsal; metatarsal V reducido (mucho más corto que el IV) y metatarsal V en forma de gancho.

## 1.2. *SPHENODON* ¿UN FOSIL VIVIENTE?

---

El orden Rhynchocephalia constituye en la actualidad un grupo relictual representado por un único género, *Sphenodon*, con sus dos especies: *S. punctatus* y *S. guntheri*, restringidas al archipiélago de Nueva Zelanda (Günther, 1867).

*Sphenodon* es un reptil predador vespertino a nocturno de tamaño mediano (unos 40 cm) y un dorso espinoso que le ha valido el nombre de tuatara (“lomo pinchudo”, en maorí).

Carece de oído externo y su oído medio se encuentra atrofiado, presenta dientes premaxilares unificados en un pico, un ojo parietal bien desarrollado y costillas con procesos uncinados.

Los tuatara, es decir, ambas especies de *Sphenodon* han permanecido en Nueva Zelanda al menos desde su aislamiento, hace unos 82 millones de años. En los últimos 2.000 años se han reducido hasta llegar a la extinción en las dos islas principales, y en

especial a fines del siglo XVIII (Gaze, 2001). Hoy sobreviven en varias de las 32 islas del archipiélago, pero no en Nueva Zelanda ni en otras 10 islas en las que se extinguió en los últimos 100 años, y en algunas de las cuales ha sido reintroducido, no sin antes liberarlas de ratas y gatos.

Las principales poblaciones son las del tuatara del norte (*Sphenodon punctatus punctatus*), presente en las islas desde el norte de la Bahía de Plenty al norte (10.000 individuos); las del tuatara del Estrecho de Cook (*S. punctatus*) (15.000 individuos), una subespecie innominada está en la isla Takapourewa (Stephens) (30.000 individuos) y en las Islas Trio, en Marlborough Sounds. Todas ellas están en la Categoría 'B' de conservación (requiriendo trabajos de recuperación en breve). La otra especie es la del tuatara de las islas Brothers (*S. guntheri*) (400 individuos) (Categoría 'A', necesita tareas de recuperación urgentes) conocido principalmente de una pequeña isla en los Marlborough Sounds (Gaze, 2001). Entre las distintas poblaciones de tuataras existen diferencias genéticas, en especial entre las del norte de las islas y las del Estrecho de Cook (Hay *et al.*, 2003), pero las relaciones de esta última con la de la isla North Brother (*Sphenodon guntheri*) son conflictivas. Si bien la última es la más divergente, el ADN mitocondrial lo relaciona bastante a la población del Estrecho de Cook (*S. punctatus*).

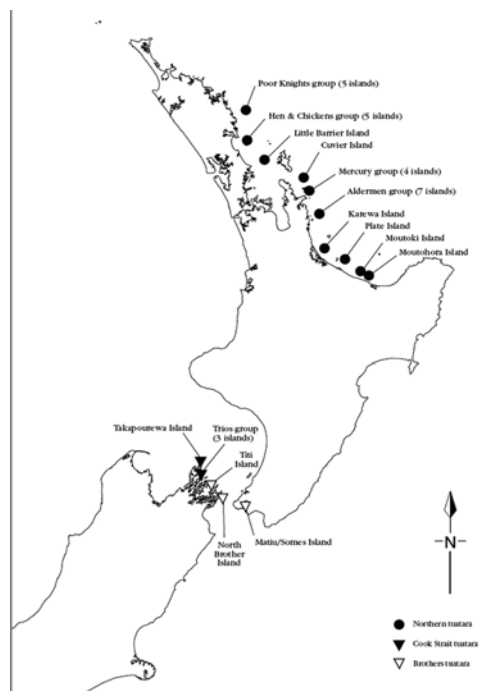


Figura 2. Distribución actual de los esfenodóntidos en Nueva Zelanda. Tomado de Gaze (2001).



Las características de aspecto “simple” en *Sphenodon* (e.g., hemipenes poco desarrollados, braditaxia, pulmones simplificados), sumadas a algunas particularidades anatómicas y fisiológicas (e.g., baja temperatura de actividad; baja tasa de crecimiento, tardando 35 años en alcanzar 50 cm; bajo metabolismo; lenta tasa de maduración, con 10 a 15 años para alcanzar la madurez sexual y baja tasa reproductiva, de una vez cada 2 a 5 años) que se propusieron originalmente como plesiomórficas o “generalizadas”, llevaron a que *Sphenodon* constituyera la referencia obligada para estudios comparativos y filogenéticos acerca de la evolución de los reptiles, en especial los diápsidos. Adicionalmente, el hecho de ser considerada su mandíbula como “casi indistinguible de la de *Opisthias rarus*”, un taxón jurásico (Simpson, 1926), contribuyeron a considerar a *Sphenodon* como un “fósil viviente”. A partir de allí, todo el linaje fue considerado un ejemplo de *braditelia*, o “ritmo evolutivo retardado” (Simpson, 1944, 1953).

Simpson introdujo los términos *taquitelia* (“tachytely”), *horotelia* (“horotely”) y *braditelia* (“bradytely”) para referirse a las diferentes tasas de cambio evolutivo altas, normales y bajas, en virtud del cambio morfológico apreciable. Ese concepto ha sido utilizado por Carroll y Wild (1994) para comentar la importancia de la *stasis* en los mecanismos evolutivos, de acuerdo con Gould (1982) y Eldredge y Stanley (1984). Estos últimos autores resaltan que los mecanismos actuantes en ese contexto no son explicables dentro de la teoría darwiniana clásica, sino que responderían a factores en el genoma y procesos del desarrollo que reducen o constriñen la evolución a límites muy estrechos e infrecuentemente sobrepasados.

Algunos grupos muestran tasas de cambio morfológico llamativamente lentas y se ha dicho que permanecieron durante muchos millones de años sin cambios, los denominados “fósiles vivientes”. Entre ellos se citan al cangrejo de herradura (*Limulus*, Xiphosurida), los celacantos (*Latimeria chalumnae*), el ginkgo (*Ginkgo biloba*), considerados como casi idénticos a sus relativos fósiles. Estas especies han sido consideradas como buenos ejemplos de estabilidad morfológica a lo largo de la historia evolutiva de un linaje, en forma independiente de la estabilidad del entorno físico.

Estos grupos supuestamente braditélicos son, además, euritópicos (de amplia tolerancia ambiental) y euricóricos (de amplia distribución geográfica) por lo que es difícil que resulten víctimas del aislamiento geográfico de poblaciones y subsecuente

aislamiento reproductivo. Sus caracteres “primitivos” podrían haberse visto favorecidos y estabilizados por selección positiva a lo largo de la historia geológica del linaje.

Los esfenodontes vivos son superficialmente semejantes a los que vivieron en el Jurásico. Sin embargo, esto puede aplicarse apenas a una variedad dentro de la radiación de los esfenodontinos. Hallazgos de nuevos fósiles (e.g., Reynoso, 2000; Apesteguía y Novas, 2003; Reynoso, 2005) y reestudios de otros (e.g., Throckmorton *et al.*, 1981; Carroll, 1985a), han permitido reinterpretar a los esfenodontes como un linaje de lepidosaurios altamente diversificado, de otrora notable éxito evolutivo. De hecho, su único representante actual constituye una forma notable, altamente derivada, poseedora de adaptaciones puntuales que permitieron al clado sobrevivir a todas las extinciones masivas ocurridas desde el Triásico Medio y al “cuello de botella” del Oligoceno de Nueva Zelanda (Worthy, 2002).

Por el contrario, estudios realizados por Hay *et al.* (2008) sobre las regiones hipervariables (HVR) del ADN mitocondrial de *Sphenodon*, comparando la tasa de cambio entre subfósiles (650 a 8750 años) y poblaciones actuales del norte y el sur, llevaron a la conclusión de que estos reptiles poseen la mayor tasa de cambio o velocidad de evolución molecular entre los vertebrados vivos. La misma es de 1,56 sustituciones por nucleótido por millón de años, más del triple que la mayoría de los mamíferos.

Este estudio resultó sorprendente para los autores ya que consideraban a los esfenodontes como fósiles vivos por su morfología. En el marco del conocimiento actual del grupo, el resultado no es tan inesperado.

### 1.3. DIVERSIDAD

---

*“La Naturaleza ofrece deleites indescriptibles a quien está dispuesto a ver las causas y tiene la mentalidad del verdadero investigador.*

*Cada criatura de la Naturaleza posee algo maravilloso.*

*No debemos abordar el examen de una cosa viva con mala cara, sino con la certidumbre de que todas presentan algo natural y hermoso”.*

Aristóteles de Estagira -(384-322), El Libro de los Animales

Los esfenodontes son comúnmente considerados como un grupo poco diverso, tanto taxonómica como morfológicamente. Sin embargo, los análisis filogenéticos desarrollados especialmente durante la década de 1980 han cambiado sustancialmente el

panorama mediante los siguientes pasos: La exclusión del grupo de los rincosaurios, que a pesar de semejanzas superficiales constituyen un grupo de arcosauriormorfos (Benton, 1985), la exclusión de los arcosaurios triásicos conocidos como trilofosaurios (Throckmorton *et al.*, 1981; Demar y Bolt, 1981), y la inclusión de los pleurosaurios (Fraser y Benton, 1989), propuesta sugerida ya por Lydekker (1880) y Zittel (1887), que representó la incorporación de un alto número de especies bien representadas por numerosos ejemplares.

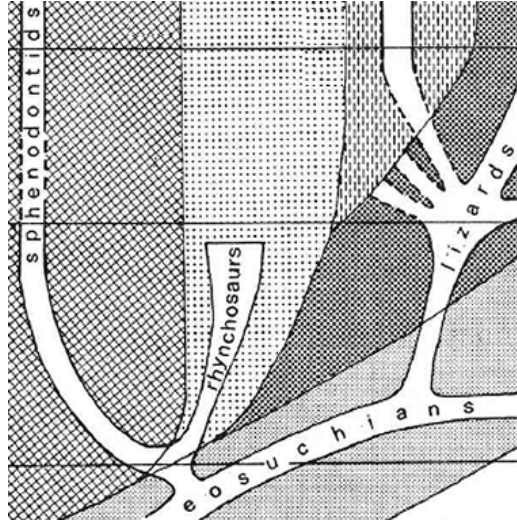


Figura 3. Parte de un esquema mostrando las relaciones evolutivas de los lepidosaurios en el marco de sus adaptaciones alimentarias. Nótese las relaciones entre los esfenodóntidos (rincocéfalos) y los rincosaurios (arcosauriormorfos). Tomado de Robinson (1973). El esquema completo se muestra más adelante.

Los distintos linajes conocidos de esfenodontes incluyen tanto formas acuáticas (pleurosáuridos, paleopleurosáuridos y safeosaurios) como terrestres (las restantes). Entre estas últimas se destacan los clevosaurios, de gran distribución mundial, los homeosaurios, un linaje de miembros largos, presuntamente caminadores y el grupo corona de esfenodontes, con evidencias de una masticación propalinal muy desarrollada (eupropalinales *sensu* Apesteguía y Novas, 2003): los esfenodontinos, de alimentación carnívora a insectívora, algunos presuntamente ponzoñosos (e.g., *Sphenovipera* Reynoso 2005) y los opistodontes, entre los que se encuentran los eilenodontinos, presuntamente herbívoros.

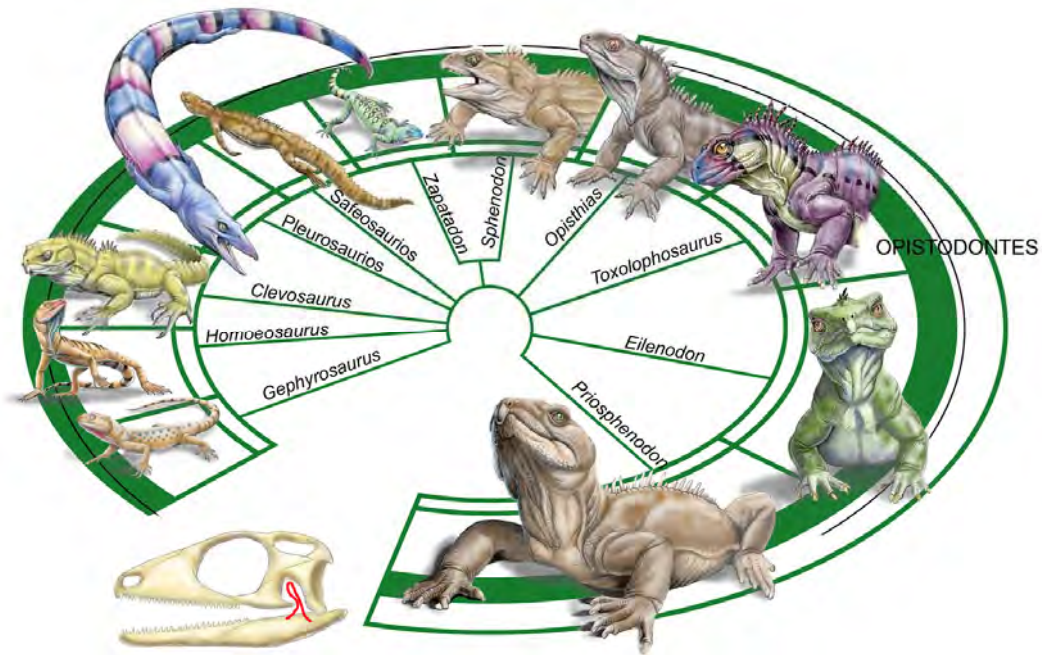


Figura 4. Cladograma circularizado mostrando la disparidad morfológica adquirida por los esfenodontes (Tomado de Apesteguía, 2007a, Investigación y Ciencia, Madrid).

Los clevosaurios constituyen un grupo parafilético mencionado por distintos autores (e.g., Gauthier *et al.*, 1988) en virtud de su utilidad como conjunto descriptivo. Se trata de esfenodóntidos troncales (stem) de gran dispersión durante el Triásico Superior a Jurásico (e.g., Huene, 1910; Rich *et al.*, 1983; Fraser y Walkden, 1984; Fraser, 1988; Fraser y Benton, 1989; Sues y Baird, 1993; Sues *et al.*, 1994a; Sues *et al.*, 1994b; Wu, 1994; Sues y Reisz, 1995). Incluye *sensu stricto* a los géneros *Clevosaurus* y *Planocephalosaurus* y *sensu lato* también a *Brachyrhinodon* y *Polysphenodon*.

Entre sus caracteres diagnósticos (no todos verificables debido a la condición fragmentaria de muchos especímenes) pueden citarse:

- 1) Maxilar con unos pocos (3 ó 4) dientes cónicos posteriores de gran tamaño seguidos por unos pocos dientes muy pequeños.
- 2) Cuadradoyugal sin proceso anterior.
- 3) Yugal cuya rama posterior no contacta la rama ventral del escamoso en el margen posteroventral de la fenestra temporal inferior.

Los pleurosauros, altamente especializados a la vida acuática y la alimentación piscívora, se hallan entre los esfenodontes de derivación más evidente. Presentan

hocicos muy alargados, en especial en la región temporal y anteorbital (Carroll y Wild, 1994).

La tabla craneana angosta (condición estenoparietal) y la reducción de la dentición pterigoidea los vincula estrechamente con *Kallimodon*, así como a los eupropalinales como *Sphenodon*.

*Pleurosaurus*, del Jurásico Tardío a Cretácico Temprano, el género mejor representado, muestra miembros reducidos y colas de mayor longitud que el propio cuerpo. El grupo, muy exitoso en el Jurásico Superior, ha sido intensamente estudiado desde muy temprano, destacándose los antiguos trabajos de Meyer (1831), Münster (1839), Fitzinger (1843), Wagner (1860), Lydekker (1880), Zittel (1887-90), Watson (1914), Huene (1952) y Hoffstetter (1955). Los pleurosaurios se hallan entre los esfenodontes de mayor tamaño.

*Palaeopleurosaurus* es una forma del Jurásico de Holzmaden (Carroll, 1985a,b) considerada como un perfecto “*Archaeopteryx*” entre los esfenodontes terrestres y los derivados pleurosaurios. No obstante, *Palaeopleurosaurus* presenta palatinos arqueados y extensos, mientras que en el *Pleurosaurus* de Münich (1925-I-18), éstos son cortos y rectos. De esto se deduce que la adquisición de la condición eupropalinal (Apesteguía y Novas, 2003) se habría dado al menos dos veces.

La otra posibilidad es que *Palaeopleurosaurus* no esté cercanamente relacionado a los pleurosaurios sino que se relacione a alguna forma no-eupropalinal basal. Esto explicaría, entre otros caracteres, el hecho de que mientras que *Palaeopleurosaurus* presenta palatinos más propios de formas basales y coherentes con los presentes en esfenodontes terrestres de amplia distribución como los clevosaurios, los pleurosaurios parecen formar parte del grupo corona de esfenodóntidos eupropalinales. Las semejanzas entre ambas formas se deberían a un paralelismo generado en el marco evolutivo de dos esfenodóntidos con una gran adaptación al medio acuático.

Los homeosaurios constituyen un grupo monofilético formado por varias especies de pequeños y gráciles esfenodontes de miembros largos en relación a la columna presacra (Reynoso, 2000; Evans *et al.*, 2004) y tablas parietales amplias (condición euriparietal). Este conjunto de caracteres, que recuerdan a la condición juvenil de otros esfenodontes (Howes y Swinnerton, 1901) sugieren aspectos heterocrónicos de la evolución de este clado. El grupo incluye al género *Homoeosaurus* y al lectotipo de *Euposaurus thiollierei* (MNNL 15.681), hoy considerado como un ejemplar juvenil referible a *Homoeosaurus* (Evans, 1994). Tanto homeosaurios como safeosaurios

poseen importantes rebordes posteriores en la dentición maxilar, así como un largo proceso isquiático.

Los safeosaurios (Meyer, 1847, 1850) son un grupo de esfenodontes acuáticos poseedores de una cola con vértebras caudales comprimidas lateralmente que benefician su hidrodinámica, con un amplio arco temporal, fenestra temporal superior angosta y alargada anteroposteriormente y una amplia región postorbital, que excede la longitud de la región preorbital. Presentan una avanzada tendencia a la pérdida completa de la dentición. El grupo incluye a los géneros europeos u orientales *Sapheosaurus* y *Leptosaurus*, así como a los americanos u occidentales *Ankylosphenodon* y presumiblemente *Kawasphenodon*. *Kallimodon* se hallaría cercanamente relacionado a ellos (Evans, 1994), compartiendo una región “lumbar” extendida anteroposteriormente (Evans *et al.*, 2004), así como *Euposaurus cerinensis* (MNHL 15.682), considerado un juvenil de este último (Evans, 1994). Es posible que el grupo incluya también a *Palaeopleurosaurus*, pero no a los pleurosaurios. Los safeosaurios, al menos los occidentales (e.g., *Ankylosphenodon*) son de gran tamaño, tal vez en relación al mantenimiento térmico (Carpenter, 1966; Dawson *et al.*, 1977).

El grupo de esfenodontes corona o eupropalinales (Apesteguía y Novas, 2003) incluye principalmente a los Sphenodontinae y a los Opisthodontia, aunque también a algunas formas que se alojan en la base de este clado, llamados aquí informalmente como esfenodontes eupropalinales. Es posible que entre estos eupropalinales basales se hallen los pleurosaurios, con un origen independiente al de *Palaeopleurosaurus*.

Los esfenodontinos, únicos supervivientes actuales del linaje, incluyen a los géneros *Zapatadon*, *Theretairus*, *Sphenovipera*, *Sphenodon*, *Pamizinsaurus* y *Cynosphenodon*. Con énfasis en *Sphenodon*, dado que muchos de ellos son sólo conocidos por unos pocos huesos, sus caracteres distintivos son:

- 1) Premaxilar con proceso nasal agrandado.
- 2) Contacto yugal-escamoso ausente (bajo el postorbital).
- 3) Barra temporal inferior redesarrollada.
- 4) Maxilar con diastema anterior, antes de la dentición premaxilar.
- 5) Maxilar con caniniformes hipertrofiados.
- 6) Palatino agrandado casi obliterando la fenestra suborbital, y con larga hilera de dientes.
- 7) Palatino con primer diente hipertrofiado (empalador) (Apesteguía y Rougier, 2007).

- 8) Mandíbula con uno o dos caniniformes.
- 9) Vértebra presacra adicional (Hoffstetter y Gasc, 1969).
- 10) Pérdida de unión entre costillas y esternón afectando la cuenta de cervicales, que pasan a ser ocho, en lugar de 7; y las vértebras postesternales 14 en lugar de 12.
- 11) Xifiesternón ausente
- 12) Fenestra supratemporal grande y subrectangular.
- 13) Segunda vértebra sacra sin proceso posterior.

Los opistodontes, un grupo de distribución mundial, probablemente neopangéico, incluyen a *Opisthias rarus*, un esfenodonte muy citado pero poco conocido, y a los eilenodontinos, un grupo de alimentación presumiblemente herbívora compuesto por los géneros *Eilenodon*, *Toxolophosaurus*, *Kaikaiifilusaurus* y probablemente *Pelecymala*. Los dos primeros caracterizan las faunas de lepidosaurios de la Formación Morrison y Kootenai respectivamente, ambas expuestas en sedimentos del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano de América del Norte (Rasmussen y Callison, 1981; Throckmorton *et al.*, 1981). Las relaciones filogenéticas de *Opisthias rarus* como grupo hermano de los eilenodontinos fueron reconocidas por Apesteguía y Novas (2003).

#### 1.4. DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA Y GEOGRÁFICA DE LOS ESFENODONTES

---

*“Lento, el tiempo, es gran señor, y grande el tendal que deja...”*

José Larralde (Herencia pa’ un hijo gaucho)

*“Para el Jurásico ya se había inventado todo, pibe...”*

José F. Bonaparte (ca. 1998)

Durante el Mesozoico Temprano, los esfenodontes se dispersaron a través del mundo pangéico constituyendo un grupo relativamente común entre la fauna de vertebrados continentales (Carroll, 1988), notablemente más que los escamados. Sus restos fósiles han sido registrados entre el Triásico Tardío y el Jurásico Temprano en diversas regiones del mundo (Gran Bretaña, China, México, Brasil) (Fraser, 1988; Wu, 1994; Reynoso, 1996; Ferigolo y Bonaparte, 1999).

	ASIA	INDIA	AFRICA-MADAGASCAR	IBERIA	REINO UNIDO	FRANCIA-ITALIA	ALEMANIA-BAVARIA	KAZAJISTAN-UZBEKISTAN	CHINA-MONGOLIA	AMÉRICA DEL NORTE
MAAST	<b>Patagonia</b> Oph:Aleth basal Sph: Sapheosauridae? Sph: Sphenodontinae		<b>Madagascar</b> IG:Oplurinae IG: "Tropidurinae"						<b>Madagascar</b> IG:Oplurinae IG: "Tropidurinae"	<b>Montana</b> Td: <i>Peneteius</i> <b>Utah</b> Td: <i>Polyglyphanodon</i> <b>Canada</b> IG:Acrodonta indet IG:Pleurodonta indet
SANT-CAMP	<b>Patagonia</b> Oph: <i>Dinilysia</i> SM:Teiidae?									<b>Utah</b> Td: <i>Peneteius</i> <b>Baja Calif</b> Td: <i>Polyglyphanodon</i>
TUR-CON										<b>Utah</b> Td:Dicothodon
CENOM	<b>Patagonia</b> IG: Buitrera Sph: <i>Kakikaifilusaurus</i>		<b>Ein Yabrud</b> Oph: <i>Pachyrhac</i> <i>his</i> Oph: <i>Haasiophis</i>							<b>Cedar Mt.Fm.</b> <b>Utah</b> SM:Td: <i>Dicothodon</i> SM:Td: <i>Bicuspidon</i> SM:Td: <i>Harmodontosaurus</i> SM:Cordyliformes SM: <i>Pseudosaurillus</i> SM: <i>Dimekodontosaurus</i> SM: <i>Bothriagenys</i> AM:Platynota: <i>Primaderma</i> Oph: <i>Coniophis</i> <b>Mexico</b> SqB: <i>Huehucuetzpalli</i>
ALB						<b>Pietraraja</b> Sq: <i>Chonetokadmon</i> Sph: <i>Derasmosaurus</i>				<b>Mexico</b> Sph: <i>Pamizinsaurus</i> Sph: <i>Ankylosphenodon</i>
APT	<b>Brasil</b> SqB: <i>Olindalacerata</i> , <i>Tejubina</i>		<b>Algeria</b> Oph:indet						<b>Uzbekistán</b> Sqindet:Oxia Amph:indet Ophi:indet <b>Hoovor (Mongolia)</b> SM:Paramacellodidae primitivos SM:Sincidae SM:Xantusidae AM:Dorsetisauridae AM:Xenosauridae Gk:indet Necrosauridae IG:'Priscagamiidae' IG:indet	<b>Kootenai Fm</b> Sph: <i>Toxolophosaurus</i> <b>Cloverly Fm.</b> (Mo-Wy) SM:Cf. <i>Paramacellodus</i> <b>Antlers Fm.</b> (OK) SM:indet SM: " <i>Paramacellodus</i> " SM: <i>Atokasaurus</i> AM:indet Td: <i>Ptilotodon</i> Td:indet <b>Texas</b> Td:2sps
BARREM				<b>España</b> SM:Paramacellodid SM: <i>Ilerdcsaurus</i>						<b>USA</b> Sph:cf. <i>Toxolophosaurus</i>
HAUT-VAL			<b>Sudafrica</b> Sph:cf. <i>Opisthias</i> Sph:indet							



BERR			Marruecos Sph: <i>Tingitana</i> Sph:indet		Purbeck SM: <i>Paramacellodus</i> SM: <i>Becklesius</i> SM: <i>Saurillus</i> SM: <i>Pseudosaurillus</i> SM: <i>Durotrigia</i> AM: <i>Dorsetisaurus</i> AM: <i>Parviraptor</i> Sph: <i>Opisthias</i> (raro) Sph: <i>Homoeosaurus</i>	Francia <i>Pleurosa</i> <i>urus</i>			Manchuria AM: <i>Yabeinosaurus</i> AM: <i>Theilardosaurus</i>	
TITH			SM:indet Split Iguania-Scleroglossa antes de la separación de Neopangea				Solnhofen Gk: <i>Eichstaettisaurus</i> SM: <i>Ardeosaurus</i> AM: <i>Palaeolacerta</i> AM: <i>Bavarisaurus</i> Sph: <i>Homoeosaurus</i> Sph: <i>Kallimodon</i> Sph: <i>Piocormus</i> Sph: <i>Pleurosaurus</i>			
KIMMER						Cerin AM: <i>Euposaurus</i> Sph: <i>Saphosaurus</i> Sph: <i>Piocormus</i> Sph: <i>Leptosaurus</i> Sph: <i>Kallimodon</i> Sph: <i>Pleurosaurus</i>		Kazajstán SM: <i>Sharovisaurus</i>		Morrison SqB: <i>Schilleria</i> SM: <i>Paramacellodus</i> SM: <i>Saurillodon?</i> AM: <i>Dorsetisaurus</i> AM: <i>Parviraptor?</i> Sph: <i>Opisthias</i> Sph: <i>Eilenodon</i> Sph: <i>Theretairus</i>
OXFORD				Guimara ta SM: <i>Becklesius</i> SM: <i>Saurillus</i> SM: <i>Saurillodon</i> AM: <i>Dorsetisaurus</i> AM: <i>Parviraptor</i>						
JUR- MED					Kirtlington SM: <i>Paramacellodus</i> SM: <i>Saurillus</i>					Mexico Sph: <i>Cynosphenodon</i> Sph:cf. <i>Opisthias</i> Sph:cf. <i>Clevosaurus</i>

					odon AM: <i>Parvi raptor</i> Sph:Sphe nodontin ae ind					
JUR- INF		Sph: <i>Godav arisaurus</i> Sph: <i>Rebba nasaurus</i> IG: <i>Bharataga ma</i>	<b>Zimbabwe</b> (Río Chitake) Sph:indet <b>Sudafrica</b> Sph:‘ <i>Clevosauru s’</i>		<b>Gales</b> Sph: <i>Geph yrosauru s,</i> <i>Clevosaur us convalis,</i> <i>C. minor</i>		<b>Alemania</b> Sph: <i>Palaeo pleurosauru s</i>		<b>China</b> (Fm. Lufeng) Sph: <i>Clevosaur us wangi</i> (Dawa), <i>C. mcgilli</i> (Dawa), <i>C.petilus</i> (Dach ong)	<b>Canada</b> (McCoy Brook) Sph: <i>Clevosaurus bairdi</i> <b>El Huizachal, Mexico</b> Sph: no descripto <b>Arizona, EEUU</b> (Fm. Kayenta) Sph: no descrito
TRIAS - SUP	Faxinal de Saturno, <b>Brasil</b> Sph: <i>Clevosaurus brasiliensis</i>	IG: <i>Tikiguania</i>			<b>Cromhall</b> Sph: <i>Clevosaur us hudsoni</i> <i>C.latiden s,</i> <i>C.minor</i> <b>Tytherin gton</b> Sph: <i>Clevosaur us</i> sp. Diphyd ontosa urus <b>Gales</b> Sph: indet <b>Escocia</b> Sph: <i>Brachyrhi nodon taylori</i>		<b>Bélgica</b> (Sables de Mortinsart) Sph: <i>Clevosaurus</i> sp. <b>Hannover Alemania</b> Sph: <i>Polyspheno don mulleri</i>		<b>Arizona, EEUU</b> (Fm. Chinle) Sph: <i>C. latidens</i> <b>Texas, EEUU</b> (Fm. Tecovas) Sph: <i>C. latidens</i> ?	

Tabla 1: Principales hallazgos de lepidosaurios según regiones y edad. Referencias: AFR-MAD: África-Madagascar; Aleth: Alethinophidia; ALE-BAV: Alemania-Bavaria; AM: Anguimorpha; AN: América del Norte; AS: América del Sur; CHN-MON: China-Mongolia; FR-IT: Francia-Italia; Gk: Gekkota; IG: Iguania; IND: India; Oph; KAZ-UZB: Kazajstán-Uzbekistán; SM: Scincomorpha; Sph: Sphenodontia; Sqb: Squamata basal; Td: Teioidea; RU: Reino Unido.

La condición de grupo hermano entre los esfenodontes y los escamados implica un origen en común, y éste se habría dado entre el Triásico Inferior y Medio (Benton, 1985). A partir de entonces, los esfenodontes, más bien conservadores en cuanto a su pequeño tamaño, rara vez superiores a los 20 centímetros, conformaron una porción importante de la fauna de pequeños vertebrados continentales. Clados más tardíos adquirieron tamaños mayores, como los pleurosaurios, peculiares esfenodontes marinos de picos aguzados y los safeosaurios, poseedores de picos o de complejas baterías dentarias de crecimiento continuo (Reynoso, 2000).

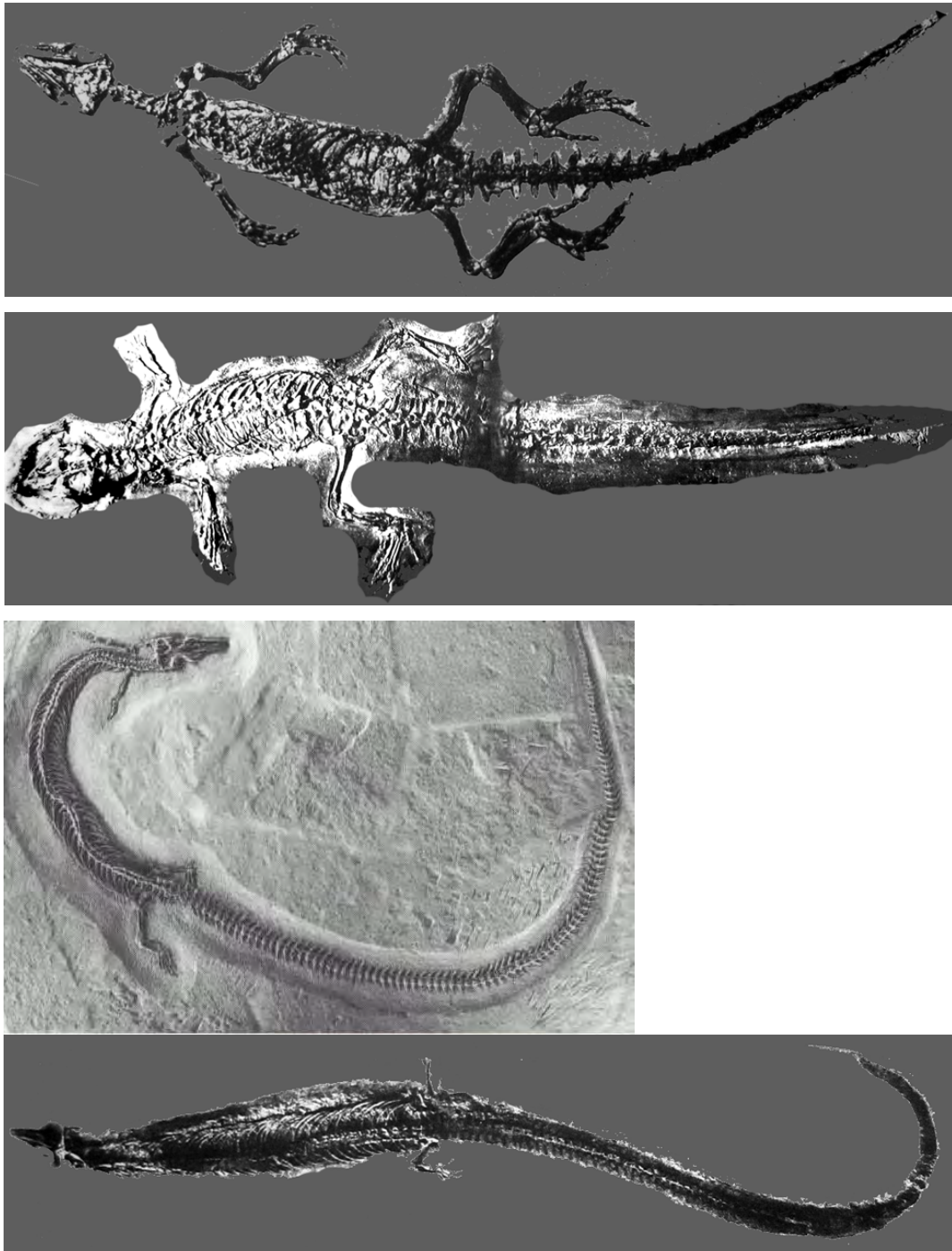


Figura 5. Ejemplares de esfenodóntidos acuáticos con distintos grados de adaptación al medio acuático. De arriba hacia abajo, *Kallimodon pulchellus*, *Sappeosaurus thiollierei*, *Pleurosaurus goldfussi* y *Pleurosaurus minor*. Modificados de Cocude Michell (1963).

Ambos grupos se caracterizan por sus cuerpos estilizados, de poco más de un metro de longitud, sólo rivalizados por los grandes esfenodontes herbívoros

eilenodontinos (Apesteguía y Novas, 2003), que alcanzaban en sus ambientes terrestres los 150 cm.

Mientras que algunos esfenodontes poseían cuerpos elongados que mejoraban su natación y hocicos angostos que favorecían la pesca, algunas formas terrestres presentaban escudos óseos (Reynoso, 1997).

El éxito evolutivo expresado en el número de especies y la disparidad morfológica que el registro de los esfenodontes jurásicos muestra, refleja importantes especializaciones anatómicas y dietarias. Si bien mayormente considerados de alimentación insectívora (Carroll, 1988), sus numerosos morfotipos, provistos de variados tipos de dentición, han abierto numerosas controversias acerca de la diversidad de sus dietas (e.g., Rasmussen y Callison, 1981; Fraser, 1994). Algunos han sido interpretados como insectívoros (*Diphydontosaurus* Whiteside, 1986; *Sphenodon*), otros como carnívoros (*Sphenodon*), piscívoros (Carroll y Wild, 1994) y herbívoros (Rasmussen y Callison, 1981).

Después de una distribución global a lo largo del Triásico, y conforme la fragmentación de Pangea tenía lugar, distintos linajes de esfenodontes comenzaron a diferenciarse entre sí en las diversas regiones geográficas hacia el Jurásico y Cretácico Temprano. Los hallazgos puntuales en sedimentos post-triásicos comenzaron a reflejar una historia evolutiva más compleja de la esperada, contexto en el cual debe explicarse la presencia de determinados linajes de esfenodontes en el Cretácico Superior de la Patagonia.

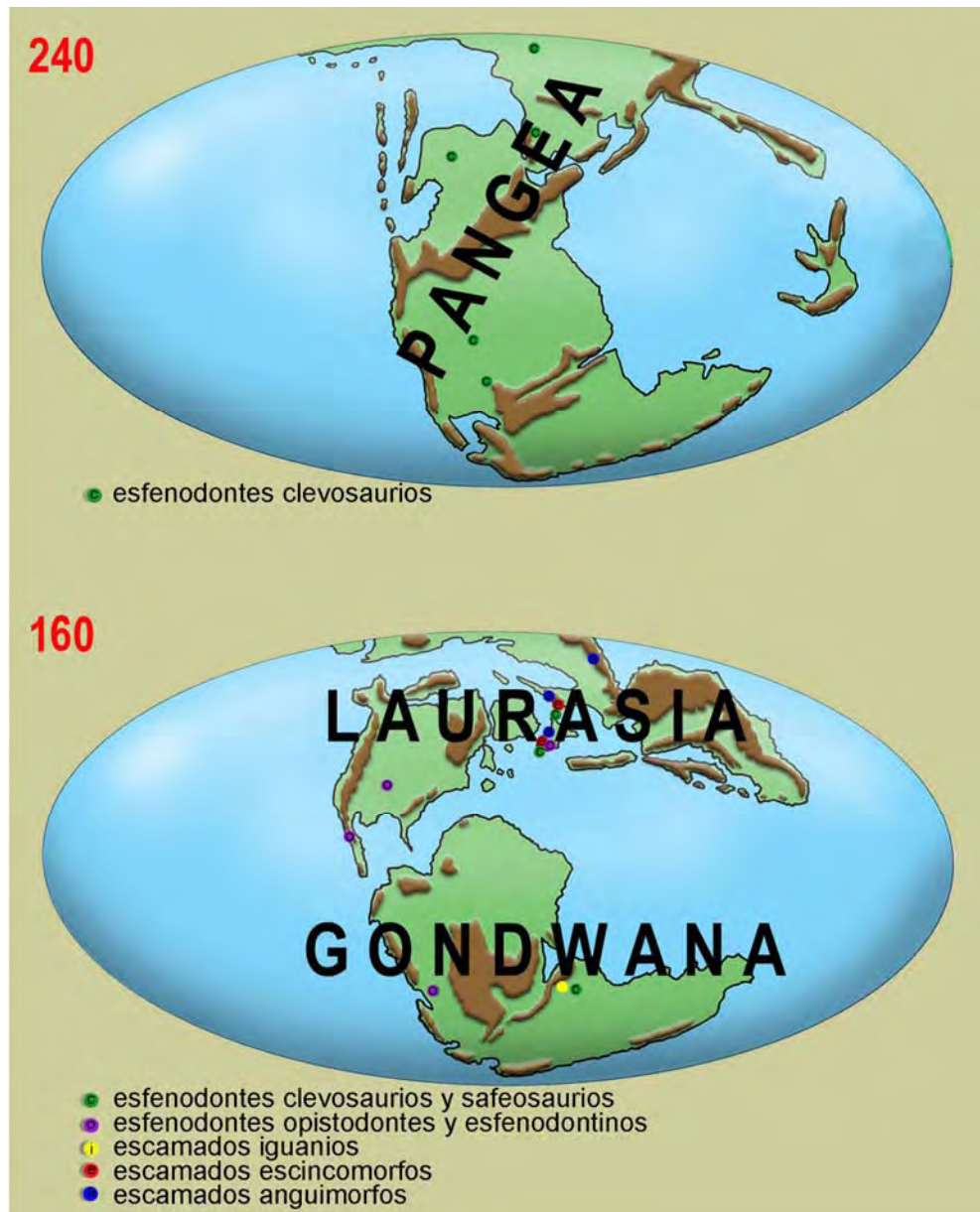


Figura 6. Mapa paleogeográfico mundial para el Cretácico Superior, mostrando los hallazgos de lepidosaurios (excepto Mosasauroides). Tomado de Apesteguía (2007), Investigación y Ciencia, Madrid.

A partir del Jurásico Superior, dos linajes comienzan a ser frecuentes en el registro de entre los numerosos grupos troncales (“stem”) de pobre definición filogenética: los esfenodontinos y los eilenodontinos. Ambos grupos, de características eupropalinales, desarrollaron en forma independiente una estructura osteológica compatible con una masticación propalinal avanzada, apreciable en la combinación de un refuerzo de la región temporal inferior y un alargamiento y enderezamiento de los

palatinos (Apesteguía y Novas, 2003). Esta última condición es reconocida como sinapomórfica para el clado.

Esfenodontinos fósiles han sido hallados en rocas de edad Jurásica de Inglaterra y México, así como del Cretácico Temprano de México, constituyendo desde entonces un grupo presente aunque no abundante en el registro fósil, llegando sus representantes hasta tiempos pleistocénicos y recientes en Nueva Zelanda.

Los eilenodontinos, por otro lado, podrían estar representados en rocas del Triásico Tardío de Inglaterra por una forma muy basal aunque fragmentaria, *Pelecymala* (Fraser, 1986), con un longitud craneana estimada en 30 mm y una longitud total no mayor a los 150 mm. De constituir esta forma un miembro temprano del clado, el tamaño de sus integrantes se habría incrementado sustancialmente hacia el Jurásico Superior, alcanzando *Eilenodon robustus*, de la Formación Morrison, no menos de 600-700 mm de longitud total y unos 450 mm de longitud SV (hocico-cloaca).

De rocas del Cretácico Inferior de EEUU se ha colectado un único ejemplar de *Toxolophosaurus cloudi*, un eilenodontino algo más pequeño que *Eilenodon*. Durante el Cretácico Temprano, los linajes de esfenodontes se vieron geográficamente restringidos en gran parte del mundo, evento relacionado probablemente a la dispersión de los Squamata (Carroll, 1985a). Los hallazgos de materiales en rocas del Cretácico Inferior, mucho más escasos, han permitido documentar la presencia de esfenodontinos y opistodontes terrestres colectados en la Limonita Purbeck, de edad Berriasiana (Inglaterra), asignados a *Opisthias* sp. (Evans y Fraser, 1992), así como el opistodonte terrestre *Toxolophosaurus cloudi* de la Formación Kootenai, del Berriasiano de América del Norte (Throckmorton *et al.*, 1981; Evans, 1992).

De rocas de edad Albiana a Aptiana del norte de África, se han obtenido esfenodóntidos terrestres de asignación indeterminada (Evans y Sigogneau-Russell, 1997), mientras que de Europa provienen los acuáticos pleurosáuridos (Lydekker, 1880; Zittel, 1887; Huene, 1952; Hoffstetter, 1955). En América del Norte, la Limolita Tlayua, del Albiano de México ha brindado también restos de esfenodontes acuáticos como el safeosaurio *Ankylosphenodon* (Reynoso, 2000) y algunos otros registros (Tannembaum *et al.*, 1994; Reynoso, 1997).

Básicamente, el registro de esfenodontes del Jurásico y Cretácico Temprano de América del Norte está restringido a tres grupos: esfenodontinos (*Pamizinsaurus*, *Zapatadon*, *Cynosphenodon*, *Theretairus*), safeosaurios acuáticos (*Ankylosphenodon*) y opistodontes (*Opisthias*, *Eilenodon*, *Toxolophosaurus*).

Con respecto a los escamados, cuyo potencial de preservación puede aproximarse al de los esfenodontes, los registros correspondientes a rocas de principios del Cretácico muestran que el grupo se hallaba en explosiva diversificación en todo el mundo, mientras que los restos de esfenodontes se tornan escasos. Esta manifiesta escasez de restos ha sido relacionada por algunos investigadores a la expansión de los grupos de escamados, tanto lagartos como serpientes (Carroll, 1988).

En el Hemisferio sur, el descubrimiento de escamados basales en la Formación Santana, Brasil (*Tijubina pontei* Bonfim-Júnior y Marques, 1997; *Olindalacerta* Evans y Yabumoto, 1998) y la completa ausencia de esfenodontes sería, aparentemente, una mera distinción ambiental o tafonómica, como lo demuestran abundantes restos del Jurásico Medio (Apesteguía y Rougier, in prep.) y Cretácico Superior (Apesteguía y Novas, 2003).

Durante el lapso Albiano - Cenomaniano, los esfenodontes, tal como ocurrió con los dinosaurios saurópodos y los dipnoos ceratodontiformes (Apesteguía *et al.*, 2007a), se habrían extinto del Hemisferio Norte. Sin embargo (y, de nuevo, como ocurrió con los otros dos grupos), continuaron viviendo en los restos de la fragmentada Gondwana.

De entre los linajes de esfenodontes, restos de esfenodontinos han sido recientemente hallados, como se verá en la descripción de materiales nuevos del Bajo de Santa Rosa. Con respecto a los eilenodontinos, sus restos han sido hallados en rocas pertenecientes a la base del Cretácico Superior tanto de Río Negro (Apesteguía y Novas, 2003) como de Chubut (ver 8.2; 8.3), lo que nos demuestra que estos esfenodontes herbívoros habrían sobrevivido al menos hasta mediados del Cretácico Superior. Un posible registro proveniente del Cretácico Tardío de España mostraría un curioso evento migratorio (ver 10. 3).

En general, el registro de lepidosaurios eomesozoicos en el hemisferio sur es relativamente escaso. Entre los escamados, apenas se ha considerado hasta ahora *Barathagama* en el Jurásico Inferior de India (Evans *et al.*, 2002), el discutido registro de *Protolacerta patagonica* (Casamiquela, 1975) y restos fragmentarios de escincomorfos basales del Jurásico Tardío de Tendaguru (Tanzania) (Broschinski, 1999).

Con respecto a los esfenodontes, los hallazgos del sur son aún poco significativos frente a un abundante registro nórdico, que ha implicado que la larga historia del linaje fuera delineada principalmente desde el hemisferio norte, a partir de materiales abundantes y bien preservados provenientes de Inglaterra (e.g., Whiteside,

1986; Fraser, 1988), China (Wu, 1994) y México (e.g., Reynoso, 1996; 1997; 2000).

En el hemisferio sur, por otro lado, restos de esfenodontes han sido hallados esporádicamente en los últimos veinte años, con un registro paleoaustral (i.e., gondwánico) más rico para el Triásico y Jurásico, que incluye formas provenientes del Triásico Tardío de Brasil (Ferigolo, 1999; 2000; Ferigolo y Bonaparte, 1999), Jurásico Temprano de India (Evans *et al.*, 2001), Jurásico Medio de Patagonia (Apesteguía, ver más abajo), Jurásico Temprano de Zimbabue (Gow y Raath, 1977), Jurásico Temprano de Sudáfrica (Sues y Reisz, 1995) y fragmentos mandibulares de la Formación Kirkwood (Rich *et al.*, 1983).

En general, el registro cretácico de lepidosaurios del hemisferio norte es muy importante en cuanto a los escamados, destacando las faunas de Mussentuchit, Formación Cedar Mountain (Albiano – Cenomaniano, Nydam, 2002) y la Formación Cloverly (Barremiano, Nydam y Cifelli, 2002), y en especial las del desierto de Gobi, Mongolia (e.g., Gao y Norell, 2000; Alifanov, 1993a,b) y China, con más de 20 especies de escamados (Evans y Wang, 2006).

Con respecto a los esfenodontes, aunque sus restos se hallan presentes en rocas del Cretácico Inferior de México (Reynoso, 2000), Estados Unidos (Throckmorton *et al.*, 1981), Francia (Fabre, 1973) e Inglaterra (Evans, 1992), el registro general es escaso. En el Hemisferio Sur, el registro cretácico era sumamente escaso, con la presencia de esfenodontes del Cretácico Temprano del Berriasiano de Marruecos (Evans y Sigogneau-Russell, 1997) y Sudáfrica (Ross, 1999). La casi ausencia de registro para el Cretácico Inferior fue completa para el Cretácico Superior, hasta una sustancial mejora ocurrida en años recientes en virtud del hallazgo de restos de esfenodontes eilenodontinos en rocas de la base del Cretácico Superior (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía y Novas, 2003).

Hasta 1999 no se conocían esfenodontes de ningún tipo para el Cretácico Superior y el mismo *Sphenodon* resultaba un caso de libro y una curiosidad zoológica más que la evidencia dejada por los millones de años en que un linaje se diversificó y prosperó en un supercontinente que se fragmentaba. Recién en el Holoceno de Nueva Zelanda se registran restos en yacimientos arqueológicos (Worthy, 2002), que no difieren sustancialmente de los taxones vivientes. Esta situación implicaba entonces, hasta 1999, una virtual ausencia de información sobre la historia evolutiva del grupo en un intervalo de aproximadamente 120 millones de años.

---



## 1.5. NUEVOS HALLAZGOS

---

ὦ ξέν', ἀγγέλλειν Λακεδαιμονίοις ὅτι τῇδε κείμεθα τοῖς κείνων  
 ῥήμασι πειθόμενοι

(Oh, extranjero, di a los espartanos que aquí yacemos, obedientes a  
 nuestras leyes).

Simónides en las Termópilas

En 1999, en una expedición dirigida por el autor en el marco del proyecto ANCP y T PID CT 01386 del Dr. Fernando E. Novas a afloramientos de las sedimentitas de la Formación Candeleros (Grupo Neuquén, Subgrupo Río Limay, Cretácico Superior) aflorantes en “La Buitrera”, una localidad fosilífera del norte patagónico descubierta por el tesista, permitieron el hallazgo de los primeros esfenodontes conocidos para el Cretácico Superior (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía, 2002c; Apesteguía y Novas, 2003), junto con una fauna muy abundante de vertebrados continentales, en general de tamaño mediano a pequeño (Apesteguía *et al.*, 2001; Makovicky *et al.*, 2005; Apesteguía y Zaher, 2006).

Campañas subsiguientes revelaron el enorme potencial fosilífero del afloramiento. Los muy abundantes materiales de esfenodontes, reconocidos luego como eilenodontinos (Apesteguía, 2002c), exquisitamente preservados, en tres dimensiones y en estadíos ontogenéticos diversos, proveyeron de una inusual fuente de información, que fue dada a conocer en mayor detalle al año siguiente como *Priosphenodon avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003), demostrando que los esfenodontes eilenodontinos habían desarrollado en América del Sur un lugar de importancia en los ecosistemas terrestres.

El mismo año, unos pocos días antes, Simón y Kellner (2003) publicaban dos hemimandíbulas fragmentarias provenientes del lado neuquino de la misma unidad, al que nombraron *Kaikaifilusaurus calvoi*. Si bien Albino (2007) sostiene que todos los caracteres diagnósticos de *Kaikaifilusaurus calvoi* se hallan presentes en *Priosphenodon avelasi*, la autora no ha visto el material de referencia y, tal como se detalla en el capítulo 9, es una suposición incorrecta. Otros autores, como Martinelli y Forasiepi (2004), han sugerido la sinonimia y Albino (2007) la ha dado por válida, todos ellos sin ver el material.

*Priosphenodon avelasi* está basado principalmente en caracteres craneanos, así como numerosas mandíbulas (único elemento comparable) muy bien preservadas. El

estado fragmentario y de abrasión de los dientes las hemimandíbulas de *Kaikaifilusaurus calvoi*, sin embargo, no permiten decir más que el mismo puede ser asignado a casi cualquier esfenodonte eilenodontino, de los cuales se conocen muy pocas especies. Del estudio comparativo aquí realizado se concluye que *Priosphenodon* es sinónimo genérico *junior* de *Kaikaifilusaurus*, aunque se reconoce la existencia de distintas especies.

El descubrimiento de esfenodontes de la base del Cretácico Superior en ‘La Buitrera’, Provincia de Río Negro (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía, 2002c; Apesteguía y Novas, 2003), representa el primer registro mundial del grupo para el Cretácico Superior. Este hallazgo permitió reconocer que la historia del grupo en los continentes del sur fue distinta al norte. Si bien la distribución a lo largo del Triásico era global, la fragmentación continental posibilitó la individualización de historias en distintos linajes de esfenodontes, que comenzaron a diferenciarse en las diversas regiones geográficas.

El hallazgo de *Kaikaifilusaurus avelasi* actuó como disparador para la búsqueda de nuevos esfenodontes en la Patagonia, principalmente en sedimentos de fines del Cretácico Superior (Campaniano – Maastrichtiano), lo que permitió al autor hallarlos en dos localidades más. Una de ellas, Los Alamitos, trabajada originalmente por José Bonaparte hacia fines de los ’80, y la otra, el Bajo de Santa Rosa, por el mismo paleontólogo a principios de los ’90 y por Guillermo Rougier, de la Universidad de Louisville, Estados Unidos, en años recientes. Materiales de la primera localidad fueron dados a conocer por Apesteguía (2005) y de la siguiente por Martinelli y Forasiepi (2004) y por Apesteguía y Rougier (2007). La supervivencia de esfenodontes en Patagonia ha quedado demostrada al menos hasta el mismo final del Cretácico, donde desaparecen del registro mundial hasta el Mioceno (Worthy, 2002) y Holoceno de Nueva Zelanda. De ello, puede suponerse que habrían sido diezmados por la extinción de fines del Cretácico, la misma que eliminó a los dinosaurios no avianos, conduciendo a estos lepidosaurios hasta una reducción poblacional extrema.

## 2. OBJETIVOS

Es objetivo primario de la presente tesis la descripción detallada de “*Prionsphenodon*” *avelasi*, un taxón sucintamente descrito y no ilustrado en detalle por Apesteguía y Novas (2003). La parte anatómica incluye el estudio osteológico con las relacionadas inferencias musculares y funcionales, en especial aquellas ligadas a la masticación, ampliando, clarificando y contrastando aspectos de la alimentación, el herbivorismo y sus consecuencias paleoecológicas, encefalización, etología y cambios ontogenéticos. La parte filogenética incluye un análisis cladístico y sus consecuencias en la interpretación paleobiogeográfica y los tiempos de divergencia de los linajes.

Es también objetivo primario la descripción de nuevos taxones de esfenodontes procedentes del Cretácico Superior de Chubut (Huanimán y Tres Cerros) y Río Negro (Bajo de Santa Rosa). Parte también de los objetivos primarios es la redesccripción y reinterpretación de esfenodontes publicados provenientes del Cretácico Superior de Río Negro (Campaniano-Maastrichtiano de Bajo de Santa Rosa; Cenomaniano-Turoniano de El Chocón) y España (Campaniano-Maastrichtiano del País Vasco).

Una segunda línea de objetivos, considerados aquí como objetivos secundarios, son necesarios para comprender adecuadamente la diversidad anatómica del grupo y el reconocimiento de los linajes que han subsistido hasta el Mesozoico Tardío y con que cambios. De este modo, se logra la optimización de la información procedente de los primarios. Se incluye entre estos la ampliación del material de referencia mediante el estudio de material inédito no Cretácico o no patagónico. Particularmente, se realiza el estudio de un taxón inédito del Jurásico de Chubut y tres taxones y numerosos especímenes nuevos del Jurásico Superior de Estados Unidos (Formación Morrison). A partir de los resultados de los objetivos primarios y secundarios surge una tercera línea de objetivos en la discusión de temas generales como la paleoecología e importancia de los opistodontes y otros esfenodontes en los ecosistemas terrestres, los hábitos alimentarios propuestos para el grupo, la supervivencia post-Jurásica de los Opisthodontia americanos, los factores de cambio sucesional y mermas poblacionales, aspectos evolutivos heterocrónicos y el gigantismo en la evolución de los esfenodontes.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1. MATERIAL

El material estudiado incluye materiales tipo publicados por otros autores, materiales tipificados a lo largo del estudio que motiva esta tesis, materiales adicionales en colecciones y materiales adicionales colectados por el autor.

##### *a. Materiales tipo*

En la etapa descriptiva se siguió una metodología comparativa que incluyó especialmente taxones bien conocidos como *Clevosaurus* y el actual *Sphenodon*. También se utilizaron como referencia para la descripción, comparación y la toma de caracteres de importancia filogenética, los materiales tipo de *Eilenodon robustus* (Los Ángeles County Museum, EEUU), *Ankylosphenodon pachystosus*, *Pamizinsaurus talayuaensis*, *Zapatodon ejidoensis*, y *Cynosphenodon huizachalensis* (Universidad Nacional Autónoma de México), *Toxolophosaurus cloudi* (Field Museum, EEUU), *Kawasphenodon expectatus* (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Argentina), *Kaikaifilusaurus avelasi* (Museo Provincial Carlos Ameghino, de Cipolletti; Museo Patagónico de Ciencias Naturales, General Roca, Argentina), *Kaikaifilusaurus calvoi* (Museo “E. Bachmann”, Va. El Chocón, Argentina), *Kaikaifilusaurus* sp. de Chubut (Museo Paleontológico Egidio Feruglio) y materiales asignados a *Opisthias rarus* (LACM) aunque no el material tipo.

El resto de los taxones incluidos, especialmente los de *Clevosaurus*, alojados en colecciones de China, Europa y Canadá, fueron consultados a partir de la bibliografía disponible. Comparaciones con el actual *Sphenodon punctatus* fueron muy limitadas e incluyen las realizadas con un esqueleto en mal estado disponible en el Museo de La Plata, carente de basicráneo y con el esqueleto cubierto por lacas espesas por lo que las comparaciones con *Sphenodon* fueron mayormente bibliográficas. Los materiales de *Kaikaifilusaurus avelasi* fueron consultados en el MACN donde se hallaban disponibles en calidad de préstamo y en el MPCA, repositorio designado por la Agencia Cultura de la Provincia de Río Negro.

Se han consultado los siguientes holotipos:

Holotipo de	N° colección	Institución	País	Visto en persona	Referencia
<i>Ankylosphenodon pachystosus</i>	IGM 7441 a 7447	Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México	México	SI	Reynoso 2000
<i>Brachyrhinodon taylori</i>	BMNH R 4776 BMNH R 4777	British Museum of Natural History	Inglaterra	NO	Huene 1910; Fraser y Benton, 1989
<i>Clevosaurus bairdi</i>	FGM-NSM 988GF1.1	Fundy Geological Museum, Parrsboro, Nova Scotia	Canadá	NO	Sues <i>et al.</i> , 1994
<i>Clevosaurus brasiliensis</i>	UFRGS PV0748T	Universidade Federal de Rio Grande do Sul	Brasil	SI	Ferigolo y Bonaparte, 1999; Bonaparte y Sues, 2006
<i>Clevosaurus hudsoni</i>	UMZC T1271		Inglaterra	NO	Swinton 1939; Fraser (1988)
<i>Clevosaurus mcgilli</i>	IVPP V.8272, V.8273	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology	China	NO	Wu (1994)
<i>Clevosaurus minor</i>			Inglaterra	NO	Fraser (1988)
<i>Clevosaurus petilus</i>	IVPP V.4007	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology	China	NO	Young (1982)
<i>Clevosaurus sp.</i>			Sudafrica	NO	Suez y Reisz, 1995 (f. 1.1)
<i>Clevosaurus wangi</i>	IVPP V.8271	Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology	China	NO	Wu (1994)
<i>Cynosphenodon huizachalensis</i>	IGM 6652, 6660	Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México	México	SI	Reynoso 1996
<i>Deramosaurus</i>	MPN 541	Museo di Paleontologia, Napoles	Italia	NO	Barbera y Macuglia 1988
<i>Diphydontosaurus avonis</i>	BU 23760	Bristol University	Inglaterra	NO	Whiteside 1986
<i>Eilenodon robustus</i>	LACM 120462, 120568	Los Angeles County Museum	EEUU	SI	Rasmussen y Callison 1981
Esfenodonte de Bajo de Santa Rosa	MACN-RN 1062	Museo Argentino de Ciencias	Argentina	SI	Martinelli y Forasiepi (2004)

		Naturales “B.Rivadavia”			
<i>Lamarquesaurus cabazai</i>	(MML Pv 42)	Museo Municipal de Lamarque, Río Negro	Argentina	SI	Nov.
<i>Euposaurus cerinensis</i> (juvenil de <i>Sapheosaurus</i> para Evans'94)	MNNL 15.682	Museum National de Histoire Naturelle, Lyon	Francia	NO	Evans (1994)
<i>Euposaurus thiollierei</i> (juvenil de <i>Homoeosaurus</i> para Evans'94)	MNNL 15.681	Museum National de Histoire Naturelle, Lyon	Francia	NO	Evans (1994)
<i>Gephyrosaurus bridensis</i>			Inglaterra	NO	Evans, 1980
<i>Godavarisaurus lateefi</i>	VPL/JU/KR47		India	NO	Evans, Prasad y Manhas 2001
<i>Homoeosaurus brevipes</i> Zittel				NO	Meyer, 1855
<i>Homoeosaurus maximilliani</i>	Munich: no. 1937-1-40 no. 414, no. Rhy 4 no. Rhy 5 RMc 1 RMc 2 RpM no. 15675 Lyon: no. 3955 Coll. Ghirardi; C.M. 6438	Carnegie Museum of Natural History	EEUU;	NO	Meyer, 1847; Wu, 1991 (f.45); Cocude Michelle, 1963; 1967a; Fabre, 1973
<i>Homoeosaurus parvipes</i>	no. Rhy 1			NO	Cocude Michel, 1963
<i>Homoeosaurus solnhofensis</i>	no. R4073			NO	Cocude Michel, 1963; Fabre, 1973
<i>Kaikiaifilusaurus calvoi</i>	MPCHv 4	Museo “E. Bachmann”, Va. El Chocón	Argentina	SI	Simon y Kellner 2003
<i>Kallimodon cerinensis</i>	CRN 77	Museum National de Histoire Naturelle, Paris	Francia	NO	Cocude-Michell 1963
<i>Kallimodon pulchellus</i> ( <i>Leptosaurus pulchellus</i> )	MHNL 1887-VI-I ; no. 1887-VI-1 no. 1887-VI-2; no. 1911-I-34 no. 1922-I-15 no. Rhy 2 no. Rhy 3 no. 15671; nos. 15674175 Sp.2 EM CNJ 72	Museum National de Histoire Naturelle, Lyon	Francia	NO	Zittel 1887; Cocude-Michell, 1963
<i>Kawasphenodon expectatus</i>	MACN Pv RN1098	Museo Argentino de Ciencias Naturales B.Rivadavia	Argentina	SI	Apesteguía 2005
<i>Leptosaurus neptunius</i>				NO	Cocude Michel, 1963
<i>Opisthias rarus</i>	USNM 2860, hol. +	Smithsonian	EEUU	NO	Simpson 1926

	2858	Institute			
<i>Opisthias sp</i>	LACM 120462	Los Angeles County Museum	EEUU	SI	Nov.
<i>Opisthias sp</i>		Dorset County Museum	Inglaterra	NO	Evans y Fraser (1992)
<i>Opisthias sp</i>		Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México	México	SI	Reynoso (1996)
<i>Palaeopleurosaurus posidoniae</i>	no. 50722 no. 50721	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart	Alemania	NO	Carroll 1985;
<i>Pamizinsaurus talayuaensis</i>	IGM 6854	Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México	México	SI	Reynoso 1997
<i>Pelecymala robustus</i>	AUP 11140		Inglaterra	NO	Fraser 1986
<i>Piocormus laticeps</i>	(Paratipo) CNJ 72			NO	Wagner 1852
<i>Planocephalosaurus robinsonae</i>				NO	Fraser 1982; Fraser y Walkden, 1984
<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>				NO	Fabre 1974
<i>Pleurosaurus goldfussi</i>	no. 15640 no. 10339140			NO	Meyer 1831; Cocude Michelle, 1963; 1967a
<i>Pleurosaurus ginsburgi</i>	CNJ 67			NO	Fabre, 1974; Cocude Michelle, 1963
<i>Pleurosaurus minor</i>				NO	Cocude Michelle, 1963
<i>Polysphenodon mulleri</i>	MB R 1032		Alemania	NO	Jaekel 1911; Fraser y Benton, 1989
<i>Priosphenodon avelasi</i>	MPCA 300	Museo Provincial Carlos Ameghino, Cipolletti,	Argentina	SI	Apesteguía y Novas 2003
<i>Rebbanasaurus jaini</i>	VPL/JU/KR12		India	NO	Evans, Prasad y Manhas 2001
<i>Sapheosaurus thiollierei</i> ( <i>Sauranodon incisivus</i> )	FSL 402002; No. 1548; no. 1567; no. 15649 no. 15645			NO	Meyer 1850; Cocude Michell, 1963
<i>Sigmala sigmala</i>	AUP 11082		Inglaterra	NO	Fraser 1986
<i>Sphenodon punctatus</i>				NO	Günther 1867
<i>Sphenovipera jimmysjoyi</i>	IGM 6076		México	NO	Reynoso 2005
<i>Theretairus antiquus</i>	(YPM 13764)	Yale Peabody Museum	EEUU	NO	Simpson, 1926
<i>Tingitana annoualae</i>				NO	Evans y Sigogneau-Russell 1997
<i>Toxolophosaurus claudi</i>	FMNH UR 619	Field Museum of Natural History, Chicago	EEUU	SI	Olson 1960; Throckmorton <i>et al.</i> , (1981).
<i>Zapatadon ejidoensis</i>	IGM 3497	Instituto de Geología, Universidad	México	SI	Reynoso, 1998

		Nacional Autónoma de México			
--	--	-----------------------------------	--	--	--

Tabla 2: Lista de holotipos consultados.

*b. Materiales colectados y estudiados a lo largo de la tesis*

El material inédito estudiado y el publicado por el autor durante la realización de la presente tesis se obtuvieron a través de las siguientes campañas paleontológicas (sólo se mencionan aquellas de las que se obtuvo efectivamente material de estudio):

**Febrero de 1999.** Campaña paleontológica realizada desde el Museo de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. F. Novas a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro, resultando en el descubrimiento de dos nuevas localidades fosilíferas, dos nuevos dinosaurios y material de lepidosaurios esfenodontes.

Integrantes: Forasiepi, A.; Pol, D.; González, J.; González, F.; de Valais, S. y Haro, J.

**Enero de 2000.** Campaña paleontológica con el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. F. Novas a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosos ejemplares de esfenodontes y nuevos cocodrilos Araripesuchidae.

Integrantes: González, J.; González, F.; de Valais, S.; Haro, J.; Balarino, M. L.

**Enero de 2001.** Campaña paleontológica con el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. F. Novas a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosos ejemplares de esfenodontes, tortugas, cocodrilos Araripesuchidae y los registros más antiguos de serpientes aletínofidias basales.

Integrantes: González, J.; González, F.; de Valais, S.; Gallina, P.; Agnolín, F.

**Enero de 2002.** Campaña paleontológica con el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. F. Novas a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosos ejemplares de esfenodontes, tortugas, cocodrilos Araripesuchidae, serpientes madtsoinas, peces y mamíferos.



Integrantes: González, J.; González, F.; de Valais, S.; Gallina, P.; Agnolín, F.; Cambiaso, A.; Cárdenas, M.; Carignano, A.P.; Andreis, R.R.; Scanferla, A.; Forasiepi, A.; Gaetano, L.; Haluza, A.; Medel, D.

**Enero de 2003.** Campaña paleontológica desde el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, bajo dirección propia a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando un ejemplar de terópodo maniraptor, un saurópodo titanosáurido y una tortuga podocnemidoidea.

Integrantes: González, J.; Gallina, P.; Agnolín, F.; Cárdenas, M.; Carignano, A.P.; Leanza, H.; Corbella, H.; Pose, F.; Gaetano, L.; Lío, G.; Balarino, L.; De la Fuente, M. S.

**Abril de 2003.** Campaña paleontológica desde el Museo Municipal de Lamarque, Río Negro, bajo dirección de Guillermo W. Rougier a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosas bolsas de concentrado de fósiles y hallando serpientes aletínofidias basales, peces, y un ejemplar de esfenodonte.

Integrantes: Rougier, G. W., Cardenas, M., Egli, Cabaza, D.

**Enero de 2004.** Campaña paleontológica con el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. P. Makovicky, M. De la Fuente y G. Rougier a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosos ejemplares de esfenodontes, tortugas, cocodrilos Araripesuchidae, serpientes aletínofidias basales, peces, dinosaurios terópodos y mamíferos dryolestoides.

Integrantes: González, J.; Gallina, P.; Bodnar, J.; Lío, G.; Agnolín, F.; Álvarez, S. M.; Villablanca, A.; Alarcón, N.; Lecuona, A.; Gaetano, L.; Haluza, A.; López, E. S.; Chiarelli, P.; Sterli, J.; Otero, A.; Makovicky, P.; Holstein, J.; De la Fuente, M. S.

**Enero de 2005.** Campaña paleontológica con el Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. P. Makovicky, M. De la Fuente y G. Rougier a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosos ejemplares de esfenodontes, tortugas, cocodrilos Araripesuchidae, serpientes aletínofidias basales, peces, dinosaurios terópodos y mamíferos dryolestoides.

Integrantes: González, J.; Gallina, P. ; Lío, G.; Agnolín, F.; Gaetano, L.; Haluza, A.; López, E. S.; Chiarelli, P.; Otero, A.; Makovicky, P; Holstein, J.;

**Enero y febrero de 2007.** Campaña paleontológica desde el Museo Patagónico de Ciencias Naturales, bajo dirección propia y en colaboración con el Dr. P. Makovicky a afloramientos cretácicos de la provincia de Río Negro colectando numerosos ejemplares de esfenodontes, tortugas, cocodrilos Araripesuchidae, serpientes aletínofidias basales, peces, dinosaurios terópodos y mamíferos driolestoideos.

Integrantes: González, J.; Gallina, P.; Lío, G.; Agnolín, F.; Gaetano, L.; Haluza, A.; López, E. S.; Chiarelli, P.; Otero, A.; Makovicky, P; Holstein, J.;

Observaciones: Sólo se hace mención de las personas con las que he compartido días en el campo, quedando así excluidas aquellas que, aunque hayan participado en las tareas de campo, no lo hayan hecho en el mismo momento que el autor.

El material que lo requería fue preparado en los talleres del Laboratorio de Anatomía Comparada y la Sección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales, así como en el taller de paleontología de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, todos ellos equipados con las herramientas necesarias (e.g. buriles, agujas, martillo neumático, reforzadores y pegamentos. Los materiales que requirieron preparación fueron sólo los de *Kaikaifilusaurus avelasi*. El resto de los ejemplares fue estudiado en su estado presente.

### *c. Material adicional consultado*

El material adicional más abundante consultado es el colectado en La Buitrera, mayormente correspondiente a *K. avelasi*. El otro material adicional consultado en gran abundancia es el correspondiente a las colecciones del LACM, colectado por el equipo de George Callison, de crucial importancia ya que proviene de la Formación Morrison, la más relevante en cuanto a la relación de sus taxones con los esfenodóntidos cretácicos sudamericanos.

*Material del LACM (Todos observados in situ):*

Asignado a	Número coleccion.	Material	Localidad y fecha	Tamaño	Comentarios
<i>Opisthias</i> sp. 3	92030 C (préstamo)	Mand. der. c/10 dientes	Sin datos	Te: 2,5cm	
<i>Eilenodon robustus</i>	115729	Vértebra	Callison 1977, Brushy Basin, loc. 4684		
<i>Eilenodon robustus</i>	115733	Mand. der. Incompl. grande, zona post. c/5 dientes	Callison, 1977, Brushy Basin, loc. 4684	Tr: 2 cm. Te: 7 cm. Altura ult diente:0,4	
<i>Eilenodon robustus</i> + <i>Opisthias</i> sp.2	115735	-fragm. mand. medio c/5 dientes -zona glenoidea -prefrontal -palatino incompleto -fragm. falange -verts. aisladas -humero izq. grande -femur izq. grande -varias vértebras (3 ilustradas)	Callison, 1976 en misma area Clark 1975 (loc. 2, SE ¼, NE ¼, NW ¼, sec. 24 TIN R3W, Mesa Co)	TR:2cm TE:10cm	-fragm. mand. medio c/5 dientes asignable a <i>Opisthias</i> sp.2 por sus crestas. -zona glenoidea similar a <i>Eilenodon</i> , por RAP corto y alto.
<i>Opisthias</i> sp. (figura como cf. <i>Eilenodon</i> )	115736	fémur izq (4,5 cm)	J. Clark party, 7/1975		
<i>Eilenodon robustus</i>	115746 (= 115735?)	-fragm mandib medio c/5 dientes	= local		
<i>Eilenodon robustus</i>	120462	-zona post mand. Derecha c/7 dientes -zona post mand izquierda c/10 dientes -palatino fragm -prefrontal fragm		Tr:4,31 Te:7,5	
<i>Opisthias</i> sp.3 o sp.1 (figura como <i>Eilenodon</i> )	120467	-Mandib. Izq. C/+ desgaste hasta la ½. Conserva 4 dientes post. Sumandol faltantes en 3 piezas. C/8 dientes.	Callison 1979, Brushy Basin, loc. 4684	Te:4cm	Proc. coronoideo alto, dientes grandes
<i>Eilenodon robustus</i>	120468	Mandib. Incomp. Dde. Zona postdent hasta ½. C/9 dientes, falta alguno.	Callison 1979, Brushy Basin, loc. 4684	Te:3,5	
<i>Sphenodontinae</i> tx4 (figura como <i>Opisthias</i> )	120469	Mandíbula, falta parte ventral, tiene alternados y caniniformes		1,1 cm	Muy pequeño, caniniforme grande
<i>Opisthias</i> sp. (figura como <i>Eilenodon</i> por su tamaño)	120470	Max + palat + mandib	Rasmussen, 1979 P horizon E of bulldozer ridge, GLC 79		Si bien figura como <i>Eilenodon</i> por el tamaño, los dientes son de <i>Opisthias</i>
<i>Eilenodon robustus</i>	120472	3 vértebras	Callison 1979, Brushy Basin,		
<i>Eilenodon robustus</i>	120474	Mandib. Derecha c/zona coron + 7 u 8		Te:7cm	

		dientes			
<i>Eilenodon robustus</i>	120475	Fragm. Mandib. C/3 dientes	Brushy Basin, 1976	Muy incompleto, alt. Ult. diente:0,3	
<i>Opisthias</i>	120476	Palatino c/4 dientes	Brushy Basin,		
<i>Eilenodon robustus</i>	120519	Palat derecho c/10 dientes	Tom's place (4684) Nº3, Callison, 1986		
<i>Opisthias</i> sp.1 y/o 3,	120542	A) dentario 'A' desde coronoides a sinfisis c/5 dientes B) dentario 'B' desde proc. poster. hasta casi sinfisis. Sin dientes preservados C) zona coronoidea + 3 dientes (tx3) D) zona coronoidea izq. + 9 dientes E) pterigoides	FPA. Tom's place (5573), 1987	D) zona coronoidea a izq. + 9 dientes TE: 6cm	
<i>Opisthias</i> sp.1?	120546	-fragm. mand c/4 dientes. -fragm. Dentario, zona coronoidea	FPA. Tom's place (loc. 5573), Mesa County, Colorado, 1986		
<i>Opisthias</i>	120551	maxilar incompl. c/4 dientes	FPA. Little Blue (loc. 5574), Mesa County, Colorado, 1987?		
<i>Opisthias</i>	128138	max c/7 dientes			
<i>Opisthias</i>	128170	Palatino c/7 dientes, hilera recta	FPA, Mesa Co (loc. 4), 1987		
<i>Opisthias?</i>	128173	-palatino c/2 dientes -max c/5 dientes			
<i>Opisthias</i>	128204	maxilar incompl. c/7 dientes	FPA. Little Blue (loc. 5574), Mesa County, Colorado, 1987?		
<i>Sphenod. Indet.</i>	128245	Basioccip + exoccip, 0,5 cm. de ancho	Callison, 1977		
<i>Opisthias</i> sp 2	128274	-dentario fragm. c/2 dientes posteriores + inicios del coronoides -max fragm c/4 dientes -verts. dors, verts.caud -hueso largo o costilla?	FPA, Mesa Co. (4684)		
<i>Opisthias</i>	135510	mand. c/zona coron. y 8 dientes, no sinf.	FPA. Tom's place (loc. 5573), Mesa County, Colorado, 1987		
<i>Sphenodontinae</i> tx 4 (figura <i>Opisthias</i> )	135516	A) mand. Incompl, c/zona coronoidea, c/7 dientes. B) mandib. Incomp., zona sinfis c/canin. Ant. C) fragm. de maxilar c/caninif? D) fragm. maxilar con proceso posterior	FPA. Little Blue (loc. 5574), Mesa County, Colorado, 1987?		
<i>Sphenodontinae</i> tx 4 (figura <i>Opisthias</i> )	135531	-mandibula completa c/9 dientes + caninif. anterior -craneo incompl 1 -craneo incompl 2	FPA, Tom's place (5573). Mesa Co, (30N 5E 6D). Col: Mary Gosule, 1987	Tr:2,4cm	Con caniniforme
<i>Opisthias</i>	135534	max der. casi completo	FPA, Tom's place (5573).		

		c/ 6 +2+3 dientes	Mesa Co, 1987 (45N 8E)		
<i>Opisthias</i>	135639	-vert. dorsal, 1 sacra y otras -material postcraneano indet.			
<i>Opisthias</i>	135641	maxilar izq fragm. c/8 dientes desde atras	FPA Gordon's nose (loc. 6174), Mesa Co, 1987		
<i>Opisthias</i> sp1	135658	dentario completo c/8 dientes con sinfisis, no canino, no proc. sinf	FPA. Tom's place (loc. 5573), Mesa County, Colorado, 1987		Diente posterior con surcos semejantes a los de <i>Eilenodon</i>
<i>Opisthias</i> sp3?	No N° Colección registrado (ncn 11)	Dentario, zona posterior, c/4 dientes	4684	5cm	Asignado a tx3 aunque la mdb es muy baja
<i>Eilenodon robustus</i>	No N° Colección registrado (NCN 9)	Mandíbula c/sínfisis con 11 dientes		5cm	
<i>Opisthias</i>	No N° Colección registrado (NCN 10)	Mandib. Incompl. JUVENIL c/coron, c/sinf., c/5 dientes			
<i>Opisthias</i>	No N° Colección registrado	Dentario, zona post y ½. C/9 dientes.			
<i>Opisthias</i>	92030 Univ of Colorado (en préstamo)	Dentario, zona anterior c/7 dientes + max.			
'Rhynch. N° 2' ( <i>Opisthias</i> o <i>Eilenodon</i> )	No N° Colección registrado	Postfrontal	JMC 79-2, loc.3, spec.28		
'Rhynch. N° 2' ( <i>Eilenodon</i> )	No N° Colección registrado	Varias vértebras	Julio/1976		
<i>Eilenodon</i>	No N° Colección registrado	Fragm. Max? c/7 dientes	4684		
<i>Opisthias</i>	No N° Colección registrado	Max. Derecho c/8 dientes			
<i>Opisthias</i>	No N° Colección registrado	Pmx + mx + nasal			
<i>Eupropalin al indet.</i>	135531 A	Cráneo incompleto ALFA			
<i>Eupropalin al indet.</i>	135531 B	Cráneo incompleto BETA			
<i>Eupropalin al indet.</i>	135531 C	Cráneo incompleto GAMMA			
<i>Eupropalin al indet.</i>	No N° Colección registrado (ncn7)	Mx c/8 dientes + 2 hemimdb. Artic. (c/9 + 3)			

<b>Opisthias sp3</b>	No Nº Colección registrado (NCN 1)	Mand incompl dde coron a sinf c/7 dientes		TE:4,5CM	
--------------------------	---	--	--	----------	--

Tabla 3: Material consultado en el LACM. TR: real; TE: estimado

### 3.2. ANATOMÍA

---

La descripción anatómica seguida en la presente tesis se basa en la utilizada por Romer (1956) y por Gower y Weber (1998). La conveniencia del uso de las determinadas convenciones ha sido discutida por Wilson (2006), y se prefiere aquí el uso de relaciones topográficas indicadas como: dorsal / ventral; anterior / posterior, en lugar de cranial-caudal, como lo sugiere la NAV (Nomina Anatomica Vertebrata) y otras convenciones, que pueden dar lugar a confusiones dependiendo de la región anatómica que se este describiendo.

Algunos términos anatómicos suelen prestarse a confusión, por lo que se explicarán brevemente aquí.

La terminología osteológica de detalle se basa en numerosos autores, principalmente Oelrich (1956); Fraser (1988); Evans (1980, 1981, 1992), Reynoso (1997), Torres Carvajal (2003). Todos ellos se han traducido al castellano. Dado el escaso conocimiento existente sobre la anatomía de los esfenodontinos, han debido incorporarse algunos términos nuevos.

La terminología muscular se basa en los estudios de Oelrich (1956); Haas (1973); Gorniak *et al.* (1982); Rieppel (1987) y otros, pero se normaliza a la revisión de Holliday y Witmer (2007), que utiliza criterios topológicos múltiples. En los casos en que se citan nombres dados a la misma estructura por autores anteriores se los ha castellanizado, salvo que estuvieren en latín.

Al realizarse enumeraciones de caracteres, se ha reordenado la descripción en todos los casos con el fin de que las primeras palabras de un carácter refieran al elemento correcto, de un modo semejante al modo de hablar en castellano y no la descripción inglesa que suele adicionar al elemento central al final.

Con respecto de la terminología dentaria, se han seguido estudios realizados sobre esfenodontidos que han permitido comprobar la existencia de numerosas series dentales tanto en *Sphenodon* (Howes y Swinnerton, 1901; Harrison, 1901, 1902; Robinson, 1976) como en formas fósiles (Hoffstetter, 1953; Reynoso, 1997; 2003). En

esas sucesivas generaciones dentales varía tanto el momento de eclosión sino también la forma, tamaño y velocidad de crecimiento.

En la descripción se utilizarán los términos que describen a las tres series dentales que pueden hallarse en esfenodontes adultos:

**Eclosionales:** presentes al nacer, de rápido desgaste. En juveniles de *Sphenodon* se hallan entre el caniniforme y los adicionales. Son de tamaño alternado.

**Sucesionales:** Se originan tempranamente en posiciones determinadas y crecen a lo largo de toda la vida. Los caniniformes de *Sphenodon* son sucesionales, alcanzan un tamaño mayor que los adicionales y persisten en ejemplares seniles aún cuando los adicionales desaparecieron por desgaste.

**Adicionales:** Es la dentición característica de los adultos, en que forman la mayor parte de los dientes. Se incorporan al fondo de la hilera dentaria mientras crece la mandíbula. No aumentan su tamaño. En *Sphenodon*, los anteriores incluyen un leve espaciamento que disminuye en sentido posterior. La serie se inicia tras una diastema y, en ejemplares seniles, presentan una diastema ubicada tras el último diente adicional a incorporar. El número varía.

Con respecto de la terminología de las series ontogenéticas, Howes y Swinnerton (1901), Harrison (1901) y Robinson (1976) describieron sucesivas series ontogenéticas que han sido tomadas como patrón para la identificación de numerosos juveniles, en especial el holotipo de *Zapatadon* (Reynoso y Clark, 1998). Estas series se basan en los estadíos de Q a T, según:

**Q**, embrión en el tercer mes de incubación; esqueleto mayormente cartilaginoso, cabeza de 5 mm de longitud, posee 7 dientes embrionarios sin esmalte, el segundo calcificado; el primero y tercero al séptimo son apenas órganos de esmalte.

**R1**, embrión en el quinto mes de incubación; cabeza de 6,5 mm de longitud, posee 14 dientes embrionarios calcificados y degenerados; 3 dientes eclosionales, con el segundo mas desarrollado.

**R2**, embrión en el octavo mes de incubación; dientes embrionarios degenerados; 3 dientes eclosionales, con el segundo aún mas desarrollado.

**R–S**, cerca del final de la incubación; tamaño corporal total de 63 mm de longitud.

**S1**, último período de incubación, cabeza de 13,5 mm; tres dientes eclosionales con el tercero mucho mayor que los dos anteriores y el segundo posiblemente desgastado por oclusión contra el premaxilar, dejando un espacio entre el segundo y tercero.

**S2**, último período de incubación; dientes embrionarios expulsados al exterior.

**S3**, recién nacido, dientes eclosionales fusionados a la mandíbula.

**T**, juvenil de pocas semanas (Robinson lo describe como “recién nacido”), cabeza de 19 mm.

**T2**, juvenil de pocos meses (Robinson lo describe como “de pocas semanas de nacido”), tamaño corporal total de 17,8 cm, longitud presacra de 7,2 cm.

**T3**, juvenil de pocos meses (Robinson lo describe como “de pocas semanas de nacido”), tamaño corporal total de 21,2 cm, longitud presacra de 9 cm. Primer diente eclosional a punto de caer; segundo y tercero reemplazados por el primer sucesional.

**T4**, joven (Robinson lo describe como “de pocos meses de nacido”), cabeza de 35 mm. Todos los dientes eclosionales anteriores reemplazados.

**Adulto joven**, cabeza de 50 mm.

## **Adulto**

Dado que la mayor parte de los estadios ontogenéticos presentes en el material estudiado representan estadios postnatales y que al no ser esfenodontinos sino eilenodontinos se dificulta no sólo la correlación de tamaños sino la secuencia de eclosión dentaria, se los ha dividido según el tamaño del dentario en:

Estadio  $\alpha$  (20-50 mm) juveniles

Estadio  $\beta$  (50-100 mm) jóvenes

Estadio  $\gamma$  (100-150 mm) adultos

Se ha utilizado una nomenclatura griega para evitar la superposición con los



estados dados por Harrison (1901) para *Sphenodon*, aunque todos ellos formarían parte de la serie T 1-4 y adultos.

### ***Identificación de caracteres***

En la etapa diagnóstica se identificaron los caracteres utilizados frecuentemente por análisis previos codificando los estados presentes. Luego se analizaron las relaciones entre los taxones de Sphenodontia siguiendo metodologías de Sistemática Filogenética, basando la formación de grupos en sinapomorfías bajo métodos de máxima parsimonia. Para ello se utilizaron los programas NONA (Goloboff, 1993) y TNT (Goloboff *et al.*, 2003). Los resultados obtenidos fueron evaluados y comparados en relación a análisis previos.

### 3.3. PROGRAMA DE TRABAJO

---

El programa de trabajo ha incluido:

- Estudio comparativo de los esfenodóntidos triásicos, principalmente sudamericanos, evaluando su relevancia con los taxones más jóvenes.
- Análisis y descripción de los principales linajes de esfenodontes presentes en el Jurásico, en especial donde estos se hallan bien representados, como la Formación Morrison (EEUU) y la Formación Cañadón Asfalto (Chubut).
- Análisis de los principales linajes de esfenodontes presentes en el Cretácico Inferior, en especial los relacionados a linajes patagónicos como los eilenodontinos, esfenodontinos y safeosaurios.
- Estudio anatómico y descriptivo tanto craneano como postcraneano de los esfenodontes “*Priosphenodon*” *avelasi* (Río Negro) y *Kaikaiifilusaurus calvoi* (Neuquén) de la Formación Candeleros (Cenomaniano) y Cerro Castaño (Cenomaniano de Chubut).
- Estudio anatómico y descriptivo del esfenodonte *Kawasphenodon expectatus*, de la Formación Los Alamitos (Cretácico Superior).
- Estudio anatómico y descriptivo del esfenodonte *Lamarquesaurus cabazai* (MML-Pv42), de la Formación Allen (Cretácico Superior) en el Bajo de Santa Rosa (Apesteguía y Rougier, 2007) y materiales de la misma zona descriptos por Martinelli y Forasiepi (2004).
- Aplicación de los caracteres utilizados en los trabajos previos de Benton (1990, 1993 y 1994); Gauthier *et al.*, (1994); Reynoso (1996, 1997, 1998); Sues *et al.* (1994) y Wu (1994) a los nuevos materiales, agregando los propios observados.
- Estudio filogenético de los distintos taxones de Sphenodontidae a fin de clarificar las relaciones de los taxones en estudio y la sistemática general del grupo, comparando con los materiales de *Opisthias rarus* alojados en las colecciones del Los Ángeles County Museum (EEUU), así como los de *Ankylosphenodon* alojados en las colecciones de la Universidad Nacional Autónoma de México. El resto de los taxones incluidos, especialmente los de *Clevosaurus*, alojados en colecciones de China, Europa y Canadá, fueron consultados de la bibliografía disponible.
- Planteo de una hipótesis filogenética de los Sphenodontidae utilizando

programas de búsqueda de árboles parsimoniosos, especialmente NONA (Goloboff, 1993) y TNT (Goloboff *et al.*, 2003), a fin de arribar a una hipótesis filogenética cladística.

- Descripción de las implicancias evolutivas y paleobiogeográficas resultantes del registro en el contexto del análisis cladístico.
- Consideraciones tafonómicas, paleoambientales y tróficas.

### 3.4. TRADUCCIÓN DE TÉRMINOS ESPECÍFICOS DE LA LITERATURA EN INGLÉS

---

Algunos términos ingleses son de compleja traducción por su significado ambiguo para la descripción anatómica o filogenética, por lo que se los detalla aquí:

shredding: trituración

grinding: molienda

shearing: corte

crushing: aplastamiento

flange: reborde

ridge: cresta

stem: tronco o troncal

crown: corona

massive: compacto

### 3.5. EQUIPO UTILIZADO

---

#### *a. Descripción*

Para llevar a cabo la etapa descriptiva se han utilizado una lupa binocular equipada con *camara lucida* marca LEIKA de propiedad del autor, así como de equipos de computación para el procesamiento de datos, también de propiedad del autor. Se ha utilizado para el fotografiado de especímenes una cámara fotográfica Canon digital de 5,5 megapíxeles, propiedad del autor. A los efectos de observar la estructura del esmalte se ha utilizado el microscopio electrónico de barrido del MACN.

### **3.6. ACCESO A LA BIBLIOGRAFÍA**

---

La bibliografía requerida se ha obtenido principalmente mediante el acceso a las bibliotecas del MACN, MLP y FMNH, así como la enviada o brindada por los doctores Reynoso, Evans, Rage, Zaher y Rieppel. Para ello algunos textos se han comprado pero muchos también se han fotocopiado, como lo hace la mayor parte de los investigadores.

El acceso a publicaciones electrónicas se ha obtenido mediante la Biblioteca Electrónica de la SECyT a la que se ha accedido desde el MACN.

### **3.7. DATACIONES**

---

A lo largo del desarrollo de la presente tesis se han colectado numerosas muestras de las tobas observadas por Wichmann (1934) y Hugo y Leanza (2001) en el área de Cerro Policía (Río Negro). La muestra a datar fue colectada en Aguada de Las Vacas (S 39° 35' - W 68° 37').

Los 20 granos de circón enviados para datar fueron seleccionados por Hugo Corbella, que concurrió a la campaña del autor, los aisló en laboratorio y los eligió de un concentrado de cristales que incluye granos sin color, euhedrales y elongados, de unos 250x100 micrones.

Los granos fueron enviados para su datación por trazas de fisión al Instituto Geotrack de Melbourne, Australia y pagados con un proyecto de Fernando Novas.

Para la determinación de edades se ha utilizado la carta estratigráfica de la International Union of Geological Sciences (Renne, 2000).

## 4. ABREVIATURAS

### 4. 1. ABREVIATURAS ANATÓMICAS

Las abreviaturas de nombres de huesos se han puesto en mayúscula para facilitar su visualización.

a	angular	car	carótidas / carotídeo
ab	abultamiento	cav. glen	cavidad glenoidea
acc	accesorio	cd	caudal
acr	acromion	ce	centro/ <i>centrum</i>
ad	adicional	cent	central
add	aductor	cer	cerebral
aer	aéreo	cerbl	cerebelo
al	aleta	cin	cíngulo
alr	alar	cl	clavícula
an	arco neural	cln	clinoideo
ANG	angular	clt	cultriforme
ant	anterior	cn	canal
antt	antotica	cnd	cóndilo
ao	antorbital	co.ty	<i>corda tympani</i>
angor	<i>anguli oris</i>	coa	coana / coanal
AR	articular	cocl	coclear
Art	arteria	col	columela
Asc	ascendente	con	conector
ATL	atlas	COR	coronoides/coronoideo
AX	axis / axial	CORAC	coracoides
Bas	basal / base	cos	costilla
bde	borde	cr	cresta / crista
bif	bifurcación	cra	craneano
BOCC	basioccipital	cr.emx	cresta epimaxilar
bot	botón (núcleo de rugosidades)	cr.i.Y	cresta interclavicular en Y
bpt	basiptergoideo	cue	cuenca
BSPH	basiesfenoides	d	dentario
bulb	bulbo	den	dentina
cab	cabeza (=caput)	dent	dentición
cam	cámara	des	desgaste

di	diente	gMM	ganglio maxilomandibular
dia	diapófisis	gr	grupo
ds	dorsal	hem	hemisferio
dnl	dental	hi	hialino
duct	ducto	hipa	hipapófisis
e	espina	hipo	ipocentro
ecl	eclosional	ho	horqueta, hueso bifurcado
ecol	extracolumela	hy	hipósfeno
ecpt	ectopterigoides	hay	hipantro
ect	ectepicóndilo	i	inserción
ed	edéntulo	ic	intercentro
endrar	endoretroarticular	icl	interclavícula
eno	espacio no osificado (ung en inglés)	ifen	interfenestral
		int	interno
ent	entepicóndilo	introc	intertrocantérico/a
EOCC	exoccipital	ipt	interpterigoidea
Ep	epi (prefijo)	it	infratemporal
Epcor	epicoracoides	lat	lateral
epit	epitelio	lc	lacrimal
epif	epífisis	lig	ligamento
eporb	epipostorbital	lim	límite, contacto, sutura
ept	epipterigoides	mAME	músculo <i>aductor mandibularis externus</i>
ESC	escápula / escapular		
esm	esmalte	mAMEM	músculo <i>aductor mandibularis externus medialis</i>
esp	espolón (diente episinfisial)		
est	estapedial	mAMEP	músculo <i>aductor mandibularis externus profundus</i>
estn	esternón / esternal		
ext	externo / exo	mAMES	músculo <i>aductor mandibularis externus superficialis</i>
fo	foramen		
fa	faceta	mAMI	músculo <i>aductor mandibularis internus</i>
fen	fenestra		
fi	fisura	mAMP	músculo <i>aductor mandibularis posterior</i>
fos	fosa		
fos.ppx	fosa postpremaxilarica	mCID	grupo muscular constrictor
FR	frontal		internus dorsalis
fs	falso/a	mb	membrana
g	ganglio	mcf	músculo <i>caudofemoralis</i>
gast	astralia, gastral	md	mandíbula / mandibular
gl	glándula	mDM	músculo <i>depressor mandibularis</i>
gln	glenoideo		

med	medial	OVN	órgano vomero-nasal
medl	médula	Pa	parapófisis
ment	mentoniano	pafr	parafrontal (cercano al frontal)
mesenc	mesencéfalo	PAL	palatino
met	metótica	pana	paranasal
mg	magno / magnum	pane	paraneural
mIMd	músculo <i>intermandibularis</i>	PAR	parietal
Mk	Meckeliano	PAS	paraesfenoides
mLPt	músculo <i>levator pterygoideus</i>	pdo	profundo
mMH	músculo <i>mylohyoideus</i>	pds	posterodorsal
mpct	músculo <i>pectoralis</i>	pi	pila
mpif	músculo puboisquiofemoralis	pin	pineal
mPSTp	músculo <i>pseudotemporalis profundus</i>	pit	pituitaria
mPSTs	músculo <i>pseudotemporalis superficialis</i>	pl	placa
mPPt	músculo <i>protractor pterygoideus</i>	POCC	paroccipital
mPt	músculo <i>pterygoideus</i>	plat	plataforma / plateau
mSC	músculo <i>sphincter colli</i>	PORB	postorbital
mTP	músculo <i>tensor periorbitae</i>	POFR	postfrontal
mue	muesca	popl	poplíteo
MX	maxilar	post	posterior
mxlac	maxilolacrimal	poz	postzigapófisis
mxy	axiloyugal	pr	proceso
NA	nasal	PRAR	prearticular
N	nervio	PRCOR	precoracoides
nar	naris	prfr	prefrontal
ne	neural	pr.mx.ds.	proceso maxilar dorsal
obl	oblicua	pr.mx.vt.	proceso maxilar ventral
occ	occipital	proa	proatlas
o	órbita	PROO	proótico
od	odontoides	prom	prominencia
OP	opistótico	proy	proyección
ole	olécranon	prz	prezigapófisis
olf	olfatorio	PT	pterigoides
orb	orbital	pul	pulpa
org	órgano	pvt	posteroventral
orn	ornamentación	PX	premaxilar
ov	oval	Q	cuadrado
		r:	rama, ramus
		rar	retroarticular
		rb	reborde

rec	receso	tmp	temporal
rot	rotunda	tr. sut.	triángulo de sutura
rtr	retractor	trb	trabecular / trabecularis
rug	rugosidad	trc	triceps
SA	surangular	troc	trocanter
sacc	sacculus	tub	tuberal / tuberalis / tuberosidad
sc	<i>scala</i>		
sg	sagital	tub.ex	tuberosidad externa
sec	secundaria	tubc	tubérculo/s
ser	serie	ty	timpánico / <i>tympani</i>
sf	esfenoideo	uln	ulna
sfocc	esfenoccipitales	utr	utriculus
sinf	sinfisial	vest	vestíbulo
si.t	silla turca ( <i>sella turcica</i> )	vn	vena
smx	septomaxilar	VO	vómer / vomerino
so	suborbital	vona	vomeronasal
SOCC	supraoccipital	vt	ventral
spesc	supraescápula	vtlt	ventrolateral
spo	supraorbital	Y	yugal
SQ	escamoso	yg	yugular
ST	supratemporal	za	zigantro
str	estrías	zi	zigósfero
suc	sucesional	zo	zona
sup	superficie	V / n.V	salida del nervio trigémino
sur	surco	XII / n. XII	salida del nervio glossofaríngeo
sut	sutura		

## 4.2. ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

---

AUP	Aberdeen University, Paleontology		Naturales ‘B. Rivadavia’, B. Aires, Argentina.
DINO	Abreviatura del DNM, Dinosaur National Monument, Wyoming, Estados Unidos.	MCNA	Museo de Ciencias Naturales de Álava, País Vasco, España
FMNH	Field Museum of Natural History	MPCA	Museo Provincial ‘Carlos Ameghino’ de Cipolletti, Río Negro, Argentina.
LACM	Los Angeles County Museum;	MPCHv	Museo ‘E. Bachmann’, Va. El
USNM; DNM	Dinosaur National Monument;		Chocón, Argentina
MACN	Museo Argentino de Ciencias	MPEF	Museo Paleontológico Egidio



	Feruglio de Trelew, Chubut, Argentina.		Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.
PV	Fossil Vertebrate Collection, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio	UNAM	Universidad Autónoma de México

### 4.3. ABREVIATURAS GEOGRÁFICAS

---

A°	Arroyo	FPA	Fruita Paleontological Area, Colorado, EEUU
B°	Bajo		
C°	Cerro	Pta	Punta
Ea	Estancia	Pto	Puesto
		Sa	Sierra

## 5. ESFENODONTES DEL TRIÁSICO

### 5.1. PANORAMA GLOBAL

---

Los primeros esfenodontes, comunes en toda Pangea, eran pequeños, mayoritariamente insectívoros (Carroll, 1988) y presentaban una fenestra temporal inferior abierta (Whiteside, 1986). Sin embargo, hacia fines del Triásico, ya habían divergido en numerosos morfotipos y, muy probablemente, se habían originado ya casi todos los linajes, como puede deducirse de la diversidad presente en los rellenos de fisura (Evans y Kermack, 1994) que rellenan la rica Carboniferous Limestone de la región de Bristol y sur de Gales, particularmente en Cromhall Quarry (Noriano), South Gloucestershire (Fraser, 1986, 1988) y Tytherington Quarry (Retiano), Inglaterra (Whiteside, 1986).

Los más antiguos registros de esfenodontes conocidos provienen de rocas del Triásico Superior de Gran Bretaña, tanto de Gales, Escocia o el resto de Inglaterra (Robinson, 1973; Fraser, 1982, Fraser y Benton, 1989; Fraser y Walkden, 1983, 1984; Whiteside, 1986), Alemania (Carroll, 1985a; Fraser y Benton, 1989), así como de varias localidades que representan el límite entre el Triásico Superior / Jurásico Inferior de América del Norte (Sues y Baird, 1993; Sues *et al.*, 1994), Europa (Fraser 1982, 1986, 1988; Fraser y Benton, 1989; Renesto, 1995), África (Gow y Raath, 1977; Sues *et al.*, 1994, Sues y Reisz, 1995), China (Wu, 1994) y América del Sur (Ferigolo y Bonaparte, 1999).

Un esfenodonte basal triásico es *Diphydontosaurus avonis* (Whiteside, 1986), cuyo holotipo fue hallado en Tytherington, cerca de Bristol, en rocas formadas como relleno de fisuras de edad retiana en las que se han acumulado cientos de materiales desarticulados. Se considera a *D. avonis* como una especie completamente insectívora que habitaba en pequeñas islas (Whiteside, 1986). Sus dientes posteriores, de implantación acrodonte (Whiteside, 1986; Figura 7), son considerados como una condición intermedia entre la pleurodonte (primitiva) de *Gephyrosaurus bridensis* y la acrodonte (derivada), propia de todos los demás esfenodontes, como *Planocephalosaurus* (Fraser, 1982; Fraser y Wealkden, 1984), grupo hermano de todos los restantes. La condición de *Diphydontosaurus*, pleurodonte en el premaxilar y la

dentición más anterior del dentario y maxilar, contrastan con la implantación acrodonte de los dientes posteriores y describen su posición basal entre los rincocéfalos.



Figura 7. Reconstrucción paleogeográfica de Pangea mostrando las zonas principales de hallazgos de esfenodontidos en círculos verdes.

Otro material que fue asignado también a *Diphydontosaurus* sp. especialmente sobre la base de su dentición (Renesto, 1995), ha sido hallado en Cene (Lombardía, Italia) en los sedimentos calcáreos del Zorzino, de edad noriana, y sus restos se conservan en el Museo Civico di Scienze Naturali "Caffi" di Bergamo. El material, un espécimen juvenil expuesto en vista ventral, sólo carece de la parte posterior del cráneo, y se lo ha incluido entre los Sphenodontia por poseer:

- dentario con un proceso posterior que culmina más allá del coronoides
- isquion con un bien desarrollado tubérculo en el margen posterior
- frontales fusionados
- dientes posteriores acrodontes
- premaxilar con menos de siete dientes

El ejemplar en cuestión presenta un premaxilar con cuatro dientes de implantación pleurodonta y dientes mandibulares con una sutil cresta pero sin rebordes. Según Renesto (1995), la escápula es muy semejante a la de *Planocephalosaurus*.



Figura 8. Material del Triásico de Italia asignado a *Diphydontosaurus* sp. Ejemplar en vista ventral. Modificado de Renesto (1995). Escala: 5 mm.

De la localidad de Cromhall Quarry, probablemente de edad comparable a la fauna de Tytherington (Whiteside, 1986) y parte del mismo sistema insular, se han colectado numerosos taxones de esfenodóntidos mostrando una inusual diversidad, también proveniente de depósitos de relleno de fisuras. Los esfenodóntidos hallados en esa localidad son *Clevosaurus hudsoni*, *C. minor*, *Planocephalosaurus robinsonae*, *Sigmala sigmala* (Fraser y Walkden, 1983; Fraser, 1986) y *Pelecymala robustus* (Fraser, 1986), todos ellos de gran importancia y serán comentados en forma comparativa a lo largo del texto. Con respecto a *Pelecymala robustus*, es importante destacar que se trata del primer esfenodóntido registrado de presunta alimentación herbívora.

Sues describió en 1993 el bien preservado cráneo de un pequeño esfenodonte de las capas superiores de la Arcosa New Haven de areniscas del Triásico Tardío (Noriano) de la cuenca de Hariford, Supergrupo Newark, en Connecticut (Luil, 1953; Olsen, 1980). El espécimen fue referido a *Sphenodontia* sobre la base de la ausencia de lacrimal y la presencia de un diente premaxilar con aspecto de incisivo (ellos emplearon el nombre *Sphenodontia* Williston, 1925 en lugar de *Sphenodontida* Estes, 1983).

*Polysphenodon* Jaekel, 1911 y *Brachyrhynodon* Huene, 1910, del Triásico Tardío, considerados por Walker (1966) como cogenéricos, han sido citados como evidencia del escaso cambio sufrido por *Sphenodon* desde el Mesozoico hasta hoy, pero sus descripciones permanecieron incompletas hasta el trabajo de Fraser (1989).

*Brachyrhinodon taylori* es conocido por varios especímenes colectados en rocas de la Arenisca Lossiemouth, del NE de Escocia (Huene, 1910, 1952; Benton y Walker, 1985). Como con la mayoría de los fósiles provenientes de Elgin, los especímenes se hallan preservados como moldes naturales, con escasos restos de hueso original.

En 1982, Young dio a conocer material de esfenodontes provenientes de la base de la Formación Lufeng, Yunnan, SO de China. Posteriormente, Wu adicionó más material y, tras considerarlos en su trabajo de tesis doctoral como diferentes géneros, cambió de opinión (Wu, 1994) considerándolos como tres diferentes especies de *Clevosaurus*: *C. petilus* (IVPP V.4007), *C. wangi* (IVPP V.8271) y *C. mcgilli* (IVPP V.8273). De ellos, sólo *C. petilus* es considerado como de edad triásica superior, mientras que los otros se consideran del Jurásico Inferior.

## 5.2. ESFENODONTES DEL TRIÁSICO DE AMÉRICA DEL SUR

---

El registro de taxones presentes antes y después de la extinción del Permo-triásico (Benton, 1994) describe la importancia de este evento en la composición de la biota. Asimismo, la extinción constituyó un evento disparador de nuevas formas. Éstas, desarrolladas a partir de un *stock* de sobrevivientes, radiaron fueron ocupando gran parte de las zonas adaptativas que aprovecharan previamente otros tetrápodos.

Si bien el conocimiento actual de las floras del Pérmico de la Argentina es razonablemente bueno (e.g., Formación La Golondrina, areniscas y conglomerados fluviales con Superzona floral de *Dizeugotheca*), el de los tetrápodos es aún muy incompleto. Los yacimientos que han provisto dicha flora no son adecuados para la preservación de huesos tridimensionales y, por otro lado, los extensísimos yacimientos de la Formación Patquía, rojizos y promisorios, no han brindado restos de tetrápodos.

Las explicaciones ampliamente difundidas sobre la extinción del Permo-triásico involucran caídas de meteoritos, descenso del nivel del mar y extensivos eventos volcánicos en Siberia (Benton y Walker, 1985; Benton, 1994). A nivel local, la extinción tuvo un importantísimo capítulo: el evento conocido como Choiyoi (Llambías, 1999), extendido entre fines del Pérmico y con una continuación austral incluso en el Jurásico (Chon Aike).

Este evento habría tenido consecuencias catastróficas para la biota diezmando especies y probablemente extendiendo sus consecuencias a escala planetaria. El evento

Choiyoi habría sido parcialmente responsable de la serie de extinciones que acaecieron entonces.

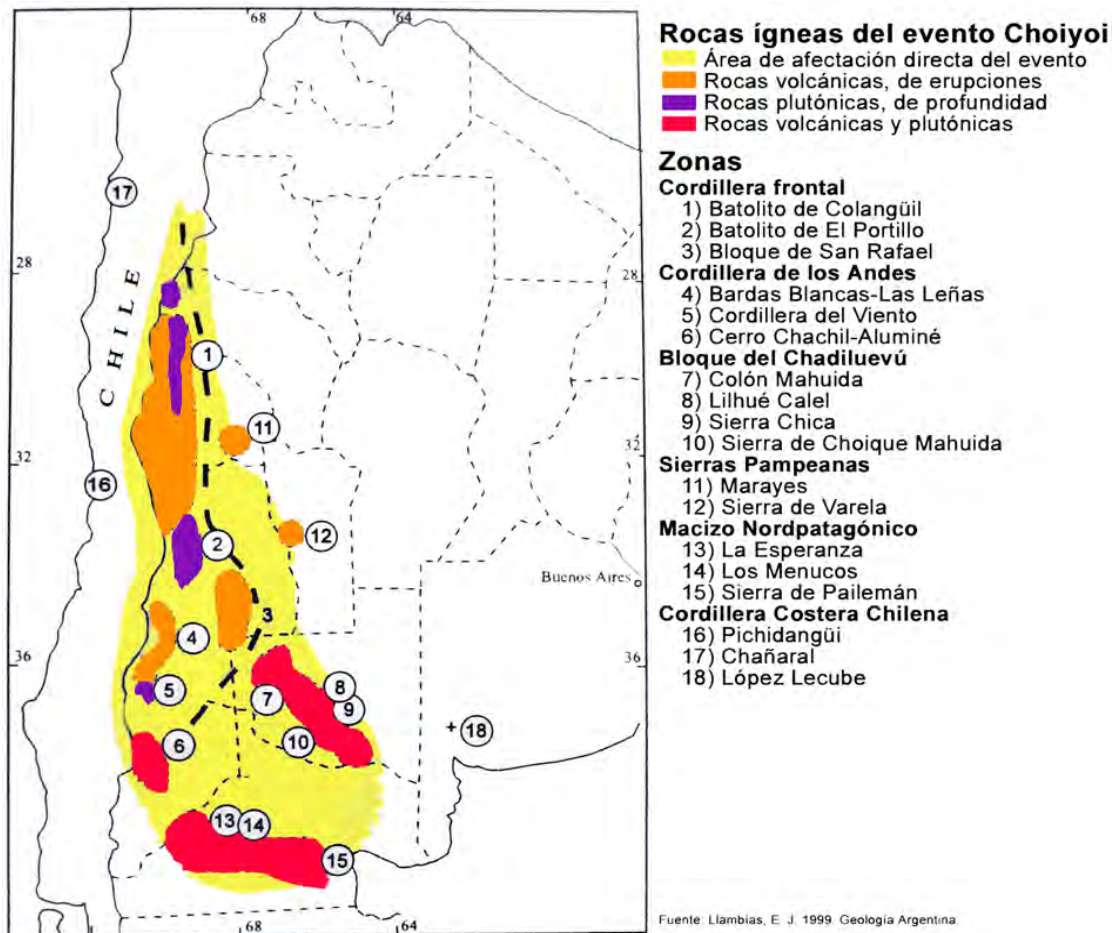


Figura 9. Distribución y clasificación de las rocas relacionadas al evento magmático Choiyoi. Modificado de Llambías (1999).

De acuerdo a la propuesta de Gould y Eldredge (1977), las extinciones en masa podrían desempeñar un papel importante en la evolución, como disparadores de nuevas radiaciones adaptativas. De estos grandes cambios surgirían en el largo plazo, a lo largo del Triásico, los lepidosaurios, tanto esfenodontes como escamados, los mamíferos, los dinosaurios y las tortugas.

Material de esfenodontes triásicos sudamericanos proviene en relativa abundancia de Brasil. El material, dado a conocer por Ferigolo y Bonaparte (1999), Ferigolo (1999; 2000) y luego por Bonaparte y Sues (2006), consiste en distintos ejemplares provenientes de Faxinal do Saturno. Las marcadas relaciones con los “cleosaurios” evidenciadas por el material sugieren que sería un esfenodonte troncal.

MCN-PV 2852, un cráneo y mandíbula articulados estudiado por Ferigolo (2000), muestra una fenestra interpterigóidea desplazada posteriormente con respecto a las series dentarias pterigoides. Sin embargo, considerando el tamaño relativo del basicráneo y que las relaciones entre los pterigoides y otros huesos palatinos se modifican sustancialmente a lo largo del desarrollo, resulta claro que a pesar de cierto desgaste dentario manifestado por los autores, los especímenes descritos son juveniles. Por otro lado, no presenta marcas de precisión en el dentario sino más bien un desgaste continuo semejante al de los esfenodontes completamente propalinales (e.g., *Opisthias*, *Sphenodon*). Es de notar también la abundancia de dientes palatinos y pterigoideos de este esfenodonte.

El cráneo de *C. brasiliensis* muestra un supratemporal diferenciado y el ángulo posterior entre los parietales es casi recto (Ferigolo, 2000), que se da también en el material de Bonaparte y Ferigolo (2006).

El maxilar queda completamente excluido del borde de la narina (Ferigolo, 2000), tal como ocurre en los clevosaurios y en esfenodontes mas derivados como los opistodontes.

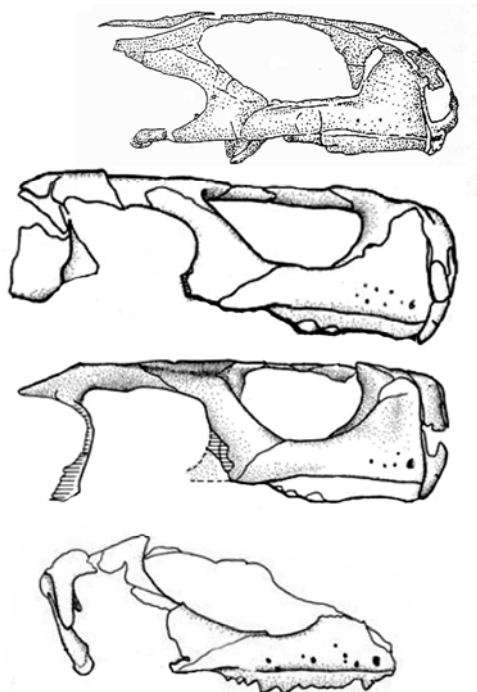


Figura 10. Comparación escalada a tamaños semejantes de los ejemplares de esfenodontes del Triásico de Brasil descritos por Ferigolo (2000) y Bonaparte y Sues (2006). No a escala.

Otros caracteres destacables del material son la ausencia de proceso premaxilar en el maxilar, el gran desarrollo del proceso ventral del yugal, que probablemente llegaba a cerrar la fenestra temporal inferior, un desarrollo del techo parietal moderado, que no es tan amplio como en *Kallimodon* ni forma una cresta delgada como *Kaikaiifilusaurus avelasi*. El foramen parietal, como en *Clevosaurus hudsoni*, se posiciona enteramente apenas por delante de la mitad de la extensión del parietal, mientras que en *Kaikaiifilusaurus avelasi* se halla en el límite con los frontales.

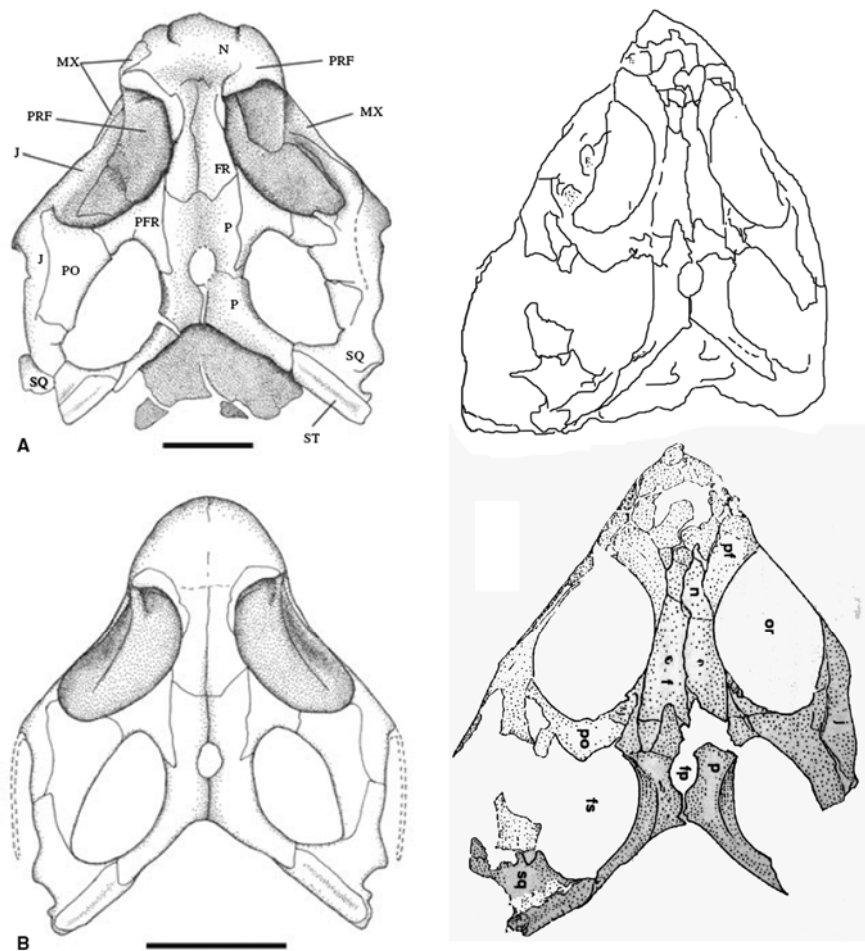


Figura 11. Comparación de esfenodontes del Triásico de Brasil en vista dorsal. A la izquierda, material descrito por Bonaparte y Sues (2006) al natural (arriba) y reconstruido (abajo). A la derecha, PV2852, material descrito por Ferigolo (2000) según interpretación del autor (arriba) y la versión publicada (abajo). Escala: 5 mm (A) y 10 mm (B).



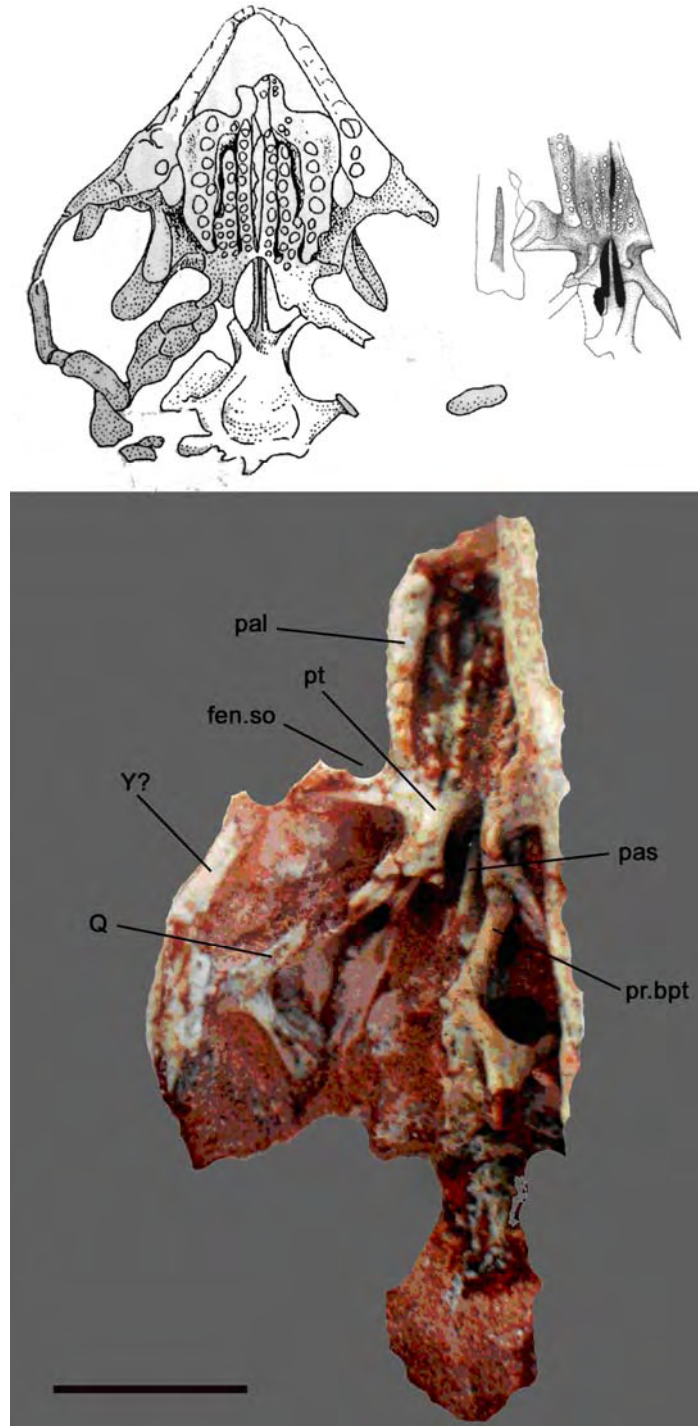


Figura 12. *Clevosaurus brasiliensis* (PV0748T), del Triásico Superior de Formación Caturrita, Brasil (modificado de imagen cedida gentilmente por J. F. Bonaparte). Escala: 5 mm.

El gran tamaño del basicráneo preservado, que guarda una relación de 1:1 con toda la región pterigo-palato-rostral, sugiere que se trata de un juvenil, lo que es también remarcado por el tamaño orbitario. En ese contexto, el carácter planteado por Ferigolo con respecto a la posición de la fenestra interpterigoidea debe ser tomado con cautela, ya que la forma de la misma y la relación con los huesos que la circundan varía a lo largo de la ontogenia. Por otro lado, el desgaste dentario exhibido por el espécimen demuestra que no se trata de un neonato.

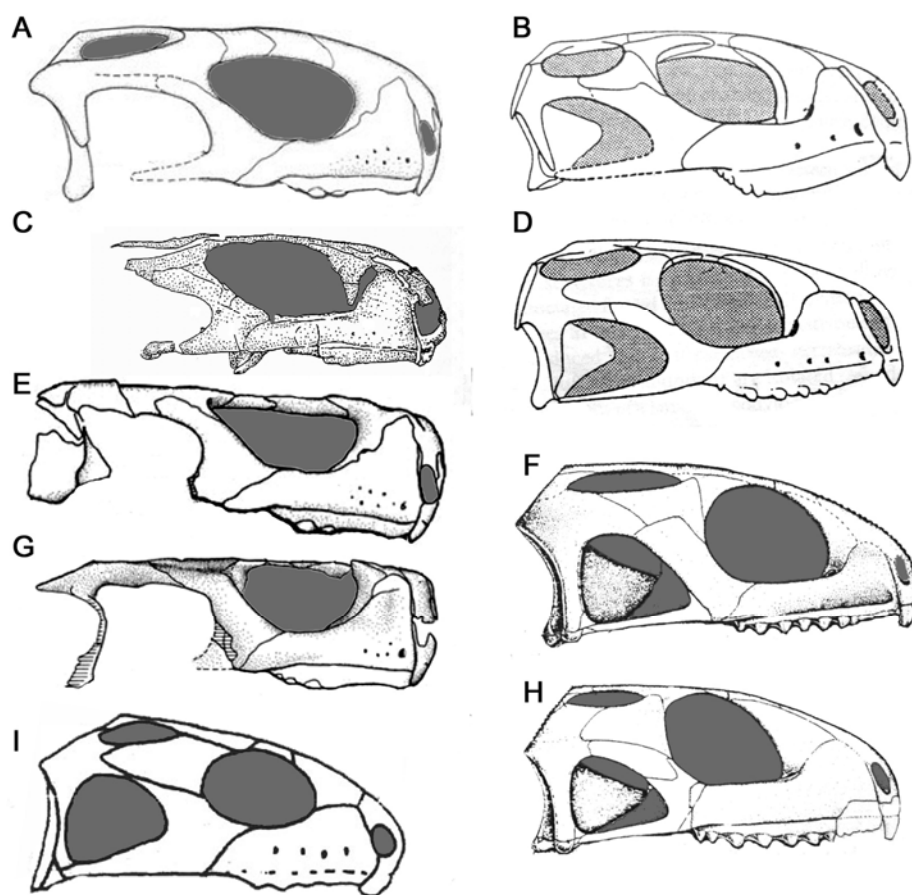


Figura 13. Comparación entre los esfenodontes de Brasil ya mostrados (A, C, E, G) en comparación a otros clevosaurios como *C. bairdi* (B), *C. hudsoni* (D), *C. mcgilli* (F), *C. wangi* (H) y *Brachyrhinodon taylori* (I). Sin escala

## 6. ESFENODONTES DEL JURÁSICO

### 6.1. INTRODUCCIÓN A LOS ESFENODONTES DEL JURÁSICO

---

En muchos lugares del mundo, la transición entre el Triásico Superior y el Jurásico fue traumática, con un evento de extinción masiva aunque de menor escala que otros (Fraser y Sues, 1994)

El registro de esfenodontes del Jurásico Inferior es importante en Gran Bretaña (*Gephyrosaurus*, Evans 1980; género innominado, Pacey, 1978), India (*Rebbanasaurus* y *Godavarisaurus*, Evans *et al.*, 2001), Canadá (Shubin *et al.*, 1994), México, China (Wu, 1994) y material no descrito de la Formación Kayenta (Arizona, EEUU).

Evans *et al.* (2001) han reportado la presencia de dos géneros de esfenodontes en sedimentos del Jurásico Temprano de la Formación Kota en la India. Dado el tamaño minúsculo y la desarticulación, la clasificación de esos restos ha sido problemática.

Los clevosaurios de Yunnan (Wu, 1994) incluyen dos especies: *C. wangi* y *C. mcgilli*. Como otros clevosaurios, el maxilar es excluido de la naris externa por un proceso posterodorsal del premaxilar, la fenestra suborbital queda encerrada por el palatino y el ectopterigoides, el pterigoides muestra sólo dos hileras de pequeños dientes y el supratemporal esta presente (plesiomórfico).

De la Formación La Boca, correspondiente a la parte más alta del Jurásico Temprano al Jurásico Medio de Tamaulipas, México, se han colectado mandíbulas y cráneos parcialmente preservados (Clark *et al.*, 1994). El taxón más común es el esfenodontino *Cynosphenodon huizachalensis* (Reynoso, 1996), aunque hay algunos taxones más involucrados (Reynoso, 1998) como *Zapatadon ejidoensis* (Reynoso, 1998) y *Sphenovipera jimmysjoyi* (Reynoso, 2005).

Los primeros esfenodontes del Jurásico Medio (Bathoniano) de Gran Bretaña fueron descritos por Evans (1992). El registro de esfenodontes correspondientes al lapso Jurásico Medio a Superior es abundante, aunque restringido a Europa (Huene, 1952; Cocude-Michel, 1963; Fabre, 1981; Carroll, 1985a; Evans, 1992; 1997) y América del Norte (Gilmore, 1909; Simpson, 1926; Rasmussen y Callison, 1981; Reynoso, 1993).

Un hallazgo aun inédito de esfenodontes del Jurásico Medio de Patagonia se ha dado en la localidad de Cerro Cóndor, en la provincia de Chubut y es descrito aquí.

## 6.2. ESFENODONTES DEL JURÁSICO INFERIOR (LIÁSICO)

---

### 6.2.1. GALES, GRAN BRETAÑA

Esfenodontes del Jurásico Temprano han sido descritos para Gran Bretaña. En particular, *Gephyrosaurus bridensis* (Pacey, 1978; Evans, 1980) de Inglaterra, es considerado como una forma basal para Rhynchocephalia y grupo hermano de los Sphenodontidae, taxón que incluye a todos los demás esfenodontes conocidos.

*Gephyrosaurus* posee una dentición pleurodonte y un arco temporal inferior incompleto. A partir de ese hallazgo (Evans, 1980), los estudios sobre embriones de *Sphenodon* (Howes y Swinnerton, 1903) y el hecho de que la barra infratemporal de *Youngina capensis* no fuera homóloga a la de *Sphenodon* (Whiteside, 1986), se ha comenzado a considerar a *Sphenodon* como una forma muy derivada. Asimismo, la dentición pleurodonte y la fenestra infratemporal abierta fueron conceptualmente incorporadas como ancestrales para los lepidosaurios y por ello plesiomórficas para los rincocéfalos basales. De ello, la implantación acrodonte presente tanto entre los esfenodontes, como entre algunos escamados (e.g., agámidos y camaleones), comenzó a considerarse como un estado derivado.

### 6.2.2. PAIKASIGUDEM, INDIA

Los esfenodontes reportados por Evans *et al.* (2001) en sedimentos del Jurásico Temprano de la Formación Kota en la India, no han sido aun clasificados con precisión y, de hecho, fueron publicados con posterioridad a la mayoría de los análisis comprehensivos realizados recientemente (e.g. Evans, 1988; Fraser y Benton, 1989; Wu, 1994; Reynoso, 1996a,b, 1997; Wilkinson y Benton, 1996; Reynoso, 2000; Apesteguía y Novas, 2003).

*Rebbanasaurus jaini* Evans, Prasad y Manhas 2001 y *Godavarisaurus lateefi* Evans, Prasad y Manhas 2001, han sido estudiados sobre material desagregado y desarticulado. Por ello, el estudio realizado por Evans *et al.* (2001) incluye la agrupación en conjuntos, un análisis filogenético preliminar y algunos comentarios sobre los materiales, sustentados principalmente en los huesos portadores de dientes.

Tanto *Rebbanasaurus* como *Godavarisaurus* son esfenodontes pequeños, como la mayoría de las especies anteriores al Jurásico Tardío, con cráneos de unos 20 mm, una dentición acrodonte aparentemente completa, que los sitúa dentro de Sphenodontidae.

*Rebbanasaurus* parece haberse alimentado de elementos duros (durófago), tal como lo sugieren su mandíbula y dentición robusta, dientes fuertemente anquilosados y sínfisis fuerte.

Evans *et al.* (2001) proponen en su análisis filogenético que *Rebbanasaurus* es un taxón más derivado que *Planocephalosaurus* pero menos que *Clevosaurus*, que se encuentra incluido en una politomía.

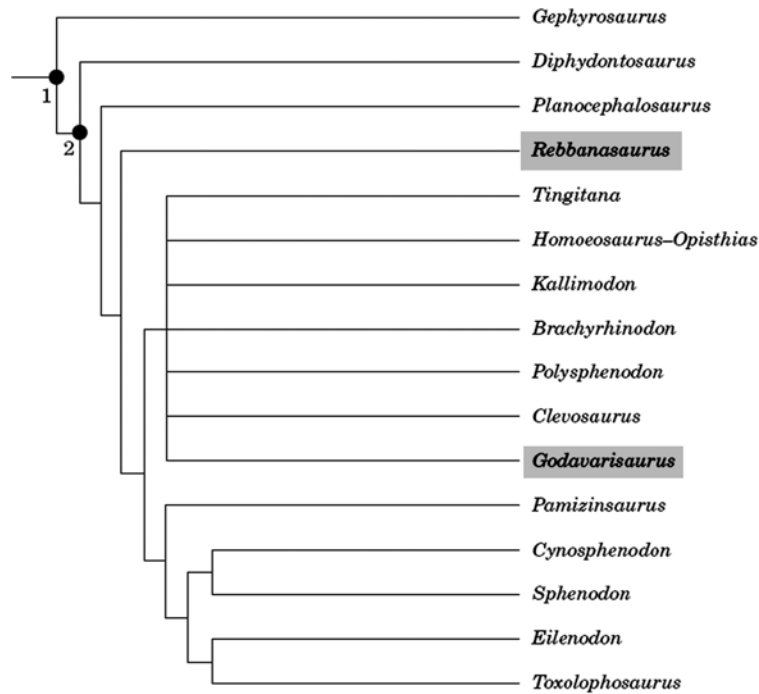


Figura 14. Relaciones filogenéticas de *Rebbanasaurus* y *Godavarisaurus* según Evans *et al.* (2001).

A pesar de que *Rebbanasaurus* se hallaría cercanamente emparentado con los clevosaurios, retiene numerosas plesiomorfías, como sus dientes maxilares adicionales posteriores con rebordes (flanges), que a la vez son débiles y reducidos en los elementos del dentario. También, como ocurre en *Planocephalosaurus* o formas más basales como *Diphydontosaurus*, presenta un gran número y buen desarrollo de hileras dentales palatinas, que son breves y de sólo tres dientes, mientras que llegan a doce hileras en *Planocephalosaurus* (Evans *et al.*, 2001; Fraser, 1982).

La estructura del premaxilar, que Evans *et al.* (2001) destacaron como poco robusta, se condice con la esbeltez de las formas basales como *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus*.

La sínfisis mandibular difiere largamente de la de los esfenodontinos (e.g., *Cynosphenodon*, *Pamizinsaurus*) y no presenta dientes palatinos hipertrofiados.

Comparte con *Planocephalosaurus* y con los juveniles de *Opisthias* (LACM 135531-A) la presencia de dientes anteriores fuertemente estriados.

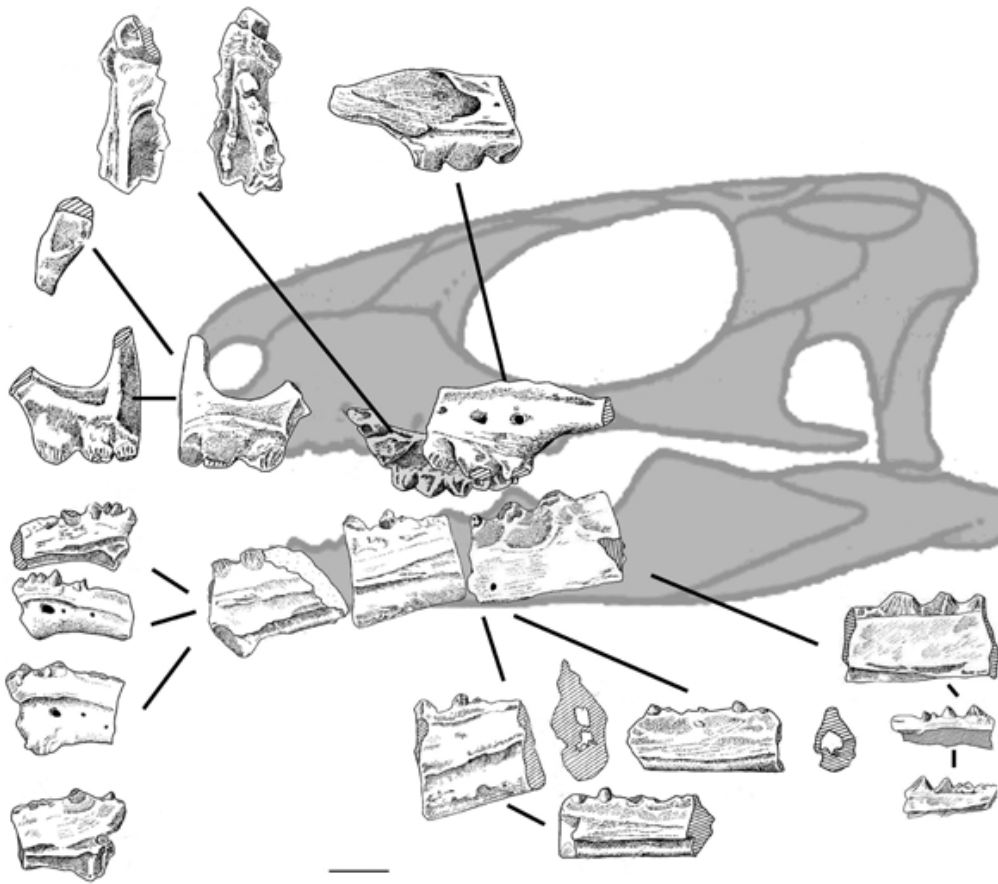


Figura 15. *Rebbanasaurus jaini* Evans, Prasad y Manhas 2001 (VPL/JU/KR12), del Jurásico Inferior de India. Composición del material ilustrado por los autores. Escala: 1 mm.

En *Godavarisaurus*, el premaxilar es semejante al de los clevosaurios, pero sus dientes carecen de extensos rebordes, siendo estos mas moderados como en los taxones

eupropalinales (e.g. *Opisthias*, *Sphenodon* y *Pamizinsaurus*). Evans y Manhas (2003) lo suponen como convergente (o como derivados de un ancestro común con un patrón dentario generalizado pero una conformación semejante de los premaxilares, es decir, formando con ellos un grupo natural.

*Godavarisaurus* comparte con *Pamizinsaurus* (Reynoso, 1997), proveniente de México, un desarrollo comparable de los rebordes en los dientes maxilares. Sin embargo, difiere en la forma de la región sinfisial (que en el taxón mexicano es fuertemente oblicua), la extensión del proceso nasal del premaxilar (mayor en *Pamizinsaurus*), la forma de los dientes anteriores del dentario (triangulares en *Pamizinsaurus*, y pequeños y espatulados en *Godavarisaurus*), la distribución de estrías (en todos los dientes en *Pamizinsaurus*, y sólo en los anteriores del dentario en *Godavarisaurus*) y en el desarrollo de rebordes en los dientes adicionales anteriores (más fuertes en *Pamizinsaurus*).

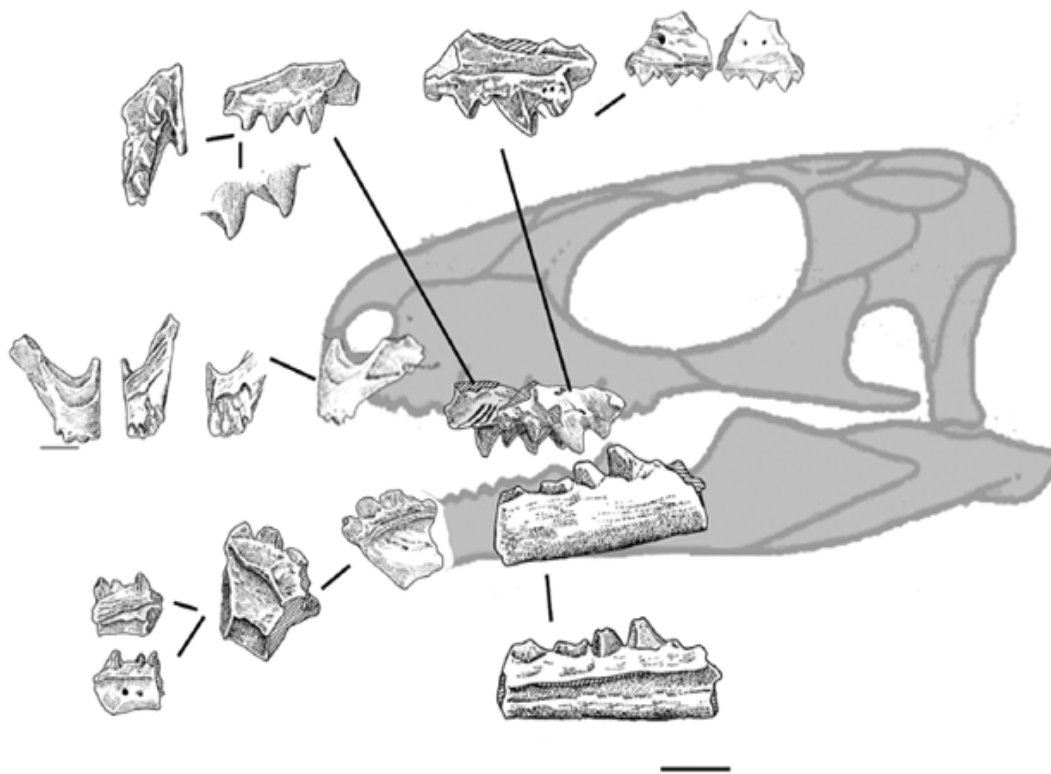


Figura 16. *Godavarisaurus lateefi* Evans, Prasad y Manhas 2001 (VPL/JU/KR12), del Jurásico Inferior de India. Composición del material ilustrado por los autores. Escala: 1 mm.

### 6.2.3. OTROS LUGARES DE GONDWANA

Teniendo en cuenta que Nueva Zelanda, el único lugar donde los esfenodontes sobreviven en la actualidad, fue parte de Gondwana hasta el Cretácico, cualquier reporte de esfenodóntidos en esas regiones es significativo. Material muy fragmentario del Jurásico Inferior de otros territorios gondwánicos ha sido reportado también por Gow y Raath (1977), Sues y Reisz (1995) y Rich *et al.* (1983). Todos ellos han sido hallados en África, tanto en Zimbabwe como en Sudáfrica. Es muy posible que gran parte del material corresponda a clevosaurios.

### 6.3. ESFENODONTES DEL JURÁSICO MEDIO

---

El primer material de esfenodontes del Jurásico Medio (Bathoniano) de Gran Bretaña fue descrito por Evans (1992). No obstante, la autora ha mantenido dichos taxones sin diagnosis debido a la condición fragmentaria de los mismos. El material, no obstante, permite identificar la presencia de posibles esfenodontinos para el Jurásico Medio.

De rocas de la Formación La Boca, depositadas entre fines del Jurásico Inferior y el Jurásico Medio (Clark *et al.*, 1994), aflorantes en Tamaulipas, México, se han colectado y descrito los esfenodontinos *Cynosphenodon huizachalensis* (Reynoso, 1996), *Zapatadon ejidoensis* (Reynoso, 1998) y *Sphenovipera jimmysjoyi* (Reynoso, 2007).

Los respectivos análisis filogenéticos han demostrado las principales relaciones entre los taxones mejor conocidos de esfenodontes (véase Wu, 1994; Reynoso, 1996, 1997). En particular, se ha identificado a *Cynosphenodon* y *Zapatadon* como taxones muy cercanamente emparentados con *Sphenodon*. La última forma, descrita por Reynoso (1998), un miembro del clado Sphenodontinae, está representada por un espécimen juvenil que constituye el holotipo de esfenodonte más pequeño conocido.

El único registro sudamericano de un esfenodonte del Jurásico Medio es descrito preliminarmente aquí. Ningún otro esfenodonte ha sido reportado en América del Sur entre el Triásico Tardío de Brasil (Ferigolo y Bonaparte, 1999) y el Cretácico Tardío de Patagonia (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía *et al.*, 2001).



### 6.3.1. EL CAÑÓN DEL HUIZACHAL, MÉXICO

La presencia de esfenodontes entre la fauna del Cañón del Huizachal, México, fue reportada desde 1987 (Fastovsky *et al.*, 1987, también en Fraser, 1988, Clark *et al.*, 1994), pero no hubo descripciones detalladas hasta los trabajos de Reynoso. Reynoso (1992) considero que los esfenodontes colectados incluían al menos tres taxones diferentes, provenientes de distintas localidades de las capas rojas de la parte Inferior de la Formación La Boca. Estos fósiles se hallan en buen estado de preservación, conservados en una dura matriz limolítica de hematita muy silicificada (Reynoso, 1996).

Los esfenodontes jurásicos de México se agrupan en tres taxones: *Cynosphenodon huizachalensis* (Reynoso, 1996), *Zapatadon ejidoensis*, descrito sobre la base de un ejemplar juvenil (Reynoso, 1998) y *Sphenovipera jimmysjoyi* (Reynoso, 2005), todos ellos esfenodontinos muy cercanamente emparentados con el actual *Sphenodon*.



Figura 17. *Zapatadon ejidoensis*. Holotipo en vista ventral. Escala: 5 mm.

*Zapatadon* se destaca por poseer el área de la dentadura eclosional deprimida, un prefrontal extenso que cubre la región dorsal o del proceso ascendente del maxilar y un

yugal muy desarrollado, con una prolongación anterior que casi excluye al maxilar del margen orbital. El análisis filogenético de Reynoso y Clark (1998) posiciona a *Zapatadon* entre los esfenodontes eupropalinales pero sin mayor precisión. No obstante, Reynoso destaca evidencias en el cuadradoyugal que sugieren una barra temporal inferior completa, un carácter derivado presente en *Sphenodon*.

*Cynosphenodon*, el esfenodonte mas común del yacimiento es considerado por Reynoso como grupo hermano de *Sphenodon*, aunque su tamaño es mucho menor. Esta posición es sustentada mayormente sobre la base del caniniforme. Lo mismo podría decirse para *Sphenovipera* (IGM 6076).

*Cynosphenodon* es diagnosticado por un pequeño surco dorsal que se coaliciona con el canal de Meckel, en la superficie anteromedial del dentario; los dientes adicionales más posteriores van disminuyendo respecto a los medios y llegando a tamaños semejantes a los anteriores; un pequeño denticulo queda intercalado en la parte posterior de los dientes maxilares; una faceta de desgaste posteromedial profunda en el diente caniniforme evidencia un posible diente vomerino de gran tamaño o un primer diente palatal de gran tamaño. Lo último resulta mas razonable ya que la dentición vomerina de los esfenodontinos es muy reducida y, a la vez, el primer diente palatino agrandado es diagnóstico para el clado.

En la región del Huizachal, Reynoso ha colectado un ejemplar que asignó provisoriamente a *Opisthias* sp. Dicho material cuenta con una mandíbula completa (FH 37) de 25 mm de longitud y 4,2 mm de alto, en la región del ultimo diente. Otros materiales complementarios como FH 89 (con una longitud estimada en 54,1 mm x 7,4 mm de alto) y FH 73 (16 mm de alto) completan la información.

La región dentada, muy reducida, ocupa menos de la mitad del largo total, siendo ese margen dentado muy recto. Por otro lado, el margen inferior es suavemente convexo, alcanzando un máximo tras el proceso coronoideo del dentario y con el desarrollo de un proceso ventromedial postsinfisial. Ese mismo proceso coronoideo es grande y culmina en una punta aguzada, tras surgir en forma abrupta y perpendicular al eje de la mandíbula tras el ultimo diente adicional. La región glenoidea se halla a igual altura que hilera dentaria.

La dentición, como en otros opistodontes, se compone sólo de nueve dientes adicionales, aunque faltan unos pocos más. El borde anterior, como en muchos esfenodontes avanzados es edéntulo. La sínfisis preservada en los tres especímenes demuestra la ausencia de un caniniforme.

### 6.3.2. CERRO CÓNDOR, ARGENTINA

Los afloramientos del Jurásico Medio de Cerro Cóndor, Chubut, han provisto una importante cantidad de dinosaurios entre fines de la década del '70 y mediados de los '80, que incluye numerosos especímenes de los dinosaurios eusaurópodos *Patagosaurus fariasi* y *Volkheimeria chubutensis*, así como los terópodos tetanuros *Piatnitzkysaurus floresi* (Bonaparte, 1979; 1986) y *Condoraptor currumili* (Rauhut, 2005), así como los peces *Coccolepis groeberi*; *Luisiella inexcitata*; "*Tharrhias*" *feruglioli*; *Tharrhias araripis*; *Tharrhias shamani*; *Leptolepis leanzai* y *Cavenderrichthys talbragarensis* (Arratia y Lopez-Arbarello, 2001). Todos ellos provienen de niveles de la Formación Cañadón Asfalto.

En años recientes, el interés por la localidad chubutense ha resurgido con el trabajo independiente de dos equipos, liderados por Oliver W. Rauhut (Berlín, Alemania), enfocado en la búsqueda de dinosaurios y peces, pero hallando también pterosaurios y mamíferos, y por Guillermo W. Rougier (Louisville, EEUU), enfocado en la búsqueda de mamíferos, pero hallando también tortugas y los primeros restos de esfenodóntidos jurásicos para Sudamérica.

El material de este pequeño esfenodonte consiste en una hemimandíbula incompleta, representada únicamente por el hueso dentario. Su asignación a Sphenodontidae se basa en su implantación acrodonte, la presencia de un canal de Meckel ancho y profundo en el lado medial de la mandíbula, así como su directamente relacionada ausencia de osificación del hueso esplenial. También muestra un dentario con un extenso proceso posterior que habría alcanzado la región glenoidea, un proceso coronoideo bien desarrollado, un regionalización dentaria que incluye dientes sinfisiales, sucesionales caniniformes y una dentición adicional alternada.

Desafortunadamente, el material no permite comprobar la presencia de facetas de desgaste a dos aguas, típicas de la dentición mandibular de los esfenodóntidos.

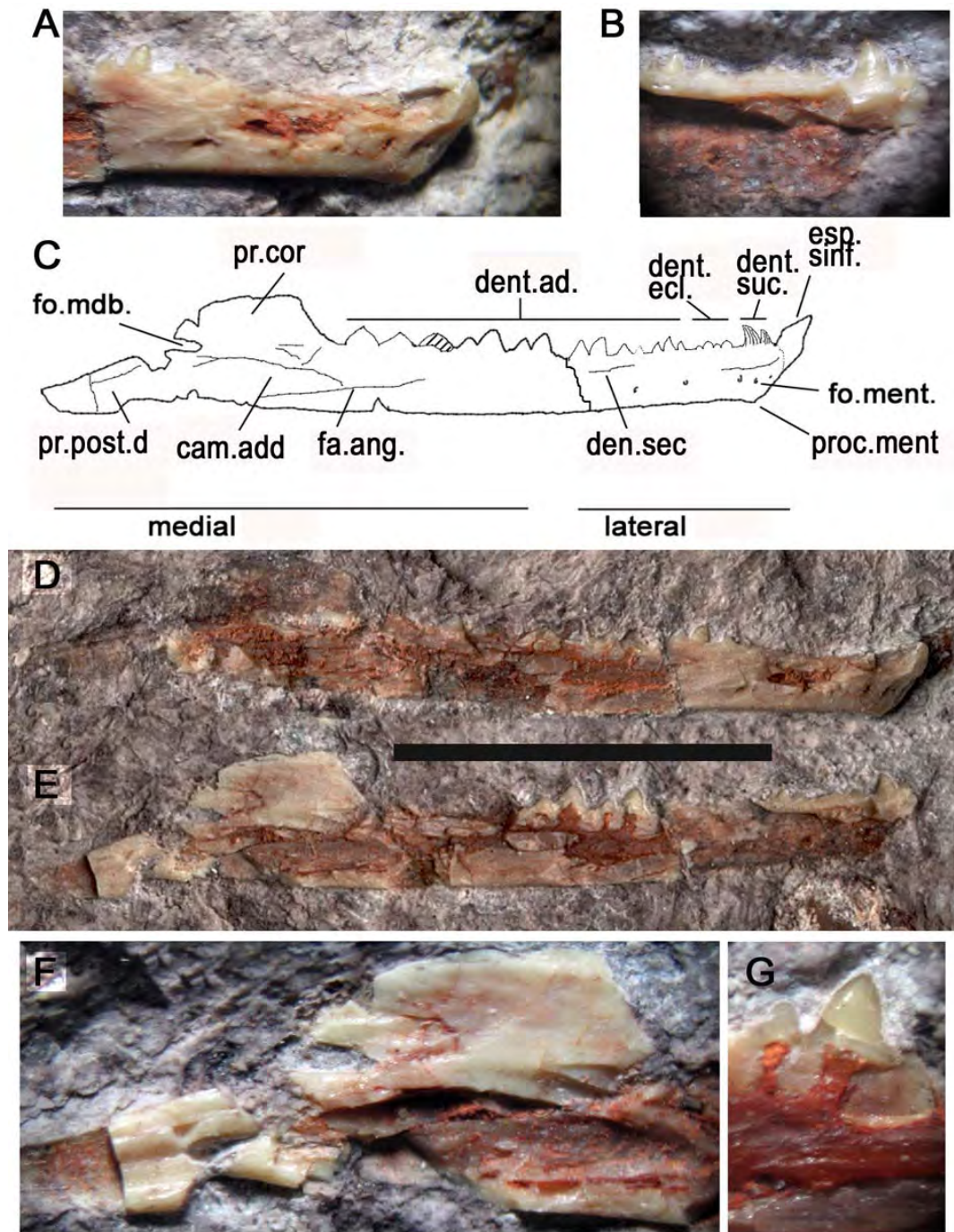


Figura 18. MPEF-PV 2358. Dentario derecho. A, detalle de la región sinfisial en la laja A, mostrando el espolón sinfisial, la dentición eclosional y los primeros dientes adicionales. Nótese los abundantes forámenes mentonianos. B, detalle de la región sinfisial en la laja B (invertida) mostrando los sucesionales caniniformes y la dentición eclosional alternada. C, Diagrama mostrando una composición de las dos correspondientes mitades del fósil (A). D, laja A. E, laja B (invertida). F, detalle de laja A. G, detalle de laja B (invertida).

B (invertida) mostrando el proceso coronoideo, la cámara abductora y parte del extenso proceso posterior del dentario. G, detalle de la laja B (invertida) mostrando el tercer y cuarto diente adicional posterior (octavo y noveno adicionales) y sus respectivas cavidades pulpaes y su conexión ventral oblicua. Nótese que los dientes se hallan desprovistos de estrías o rebordes. Escala: 10 mm.

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839 (*sensu* Evans, 1984)

Rhynchocephalia Günther, 1867 (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988)

Sphenodontia Williston, 1925 (*sensu* Benton, 1985)

Sphenodontidae Cope (*sensu* Reynoso, 1996)

Sphenodontinae Nopcsa (*sensu* Reynoso, 1996)

gen et. sp. indet.

**Material :** MPEF-PV 2358, un dentario preservado en dos lajas (A, B) como parte y contraparte.

**Localidad y horizonte:** Proviene de niveles pelíticos y de arenas finas estratificadas de la Formación Cañadón Asfalto, de edad Calloviana (Tasch y Volkheimer 1970; Musacchio *et al.* 1990; Figari y Courtade 1993; Page *et al.*, 1999), aflorantes en la localidad es Cerro Cóndor (43°30'SL and 68°20'WL), Chubut.

## Descripción

Se trata de un pequeño lepidosaurio esfenodóntido caracterizado por poseer un espolón sinfisial extenso (mal preservado); dos caniniformes sin separación entre ellos (en lo que difiere de *Theretairus* y *Sphenovipera*); caniniformes con un reborde anterior marcado por un amplio canal; dentición adicional alternada y con piezas dentales agrupadas de a dos; proceso coronoideo bajo y cuadrangular; proceso posterior del dentario tan largo como la base del proceso coronoideo; cámara abductora en forma de ojo y centrada directamente bajo el proceso coronoideo; dentición adicional bulbosa con una suave constricción basal (Figura 18G); dentina de dos tipos organizada en un patrón radiante.

## Dentario

Si bien sólo se ha preservado el dentario, es evidente que la mandíbula es muy grácil y, como en formas basales (e.g. *Diphydontosaurus*, Whiteside, 1986), el dentario ocupa un 90 % de la misma. El largo del dentario es de 24,9 mm y su altura varía a lo largo del hueso (ver Tabla) desde 2 mm en la región precoronoidea hasta 3,72 mm en el proceso coronoideo. La región sinfisial, incluyendo el suave proceso mentoniano, alcanza los 2,5 mm.

El margen dentado del dentario es de unos 15,9 mm, desde la sínfisis hasta la parte anterior del proceso coronoideo, y puede dividirse en las regiones sinfisial, sucesional, eclosional y adicional, según las distintas series o generaciones dentales (Figura 18C). La presencia de un canal de Meckel, profundo y amplio en el lado medial de la mandíbula es sólo evidente en la parte posterior de la laja B.

El margen ventral del dentario es recto como en rincocéfalos basales y difiriendo de la mayor parte de los esfenodontinos, excepto por *Cynosphenodon huizachalensis* y el “Sphenodontid B” descrito por Evans y Sigogneau Russell (1997) en base a un dentario izquierdo asignado a un ejemplar juvenil (MCM121) y uno más maduro (MCM122) del Cretácico Temprano de Anoual, Marruecos. Esto se evidencia aún en el margen ventral del proceso posterior del dentario, el cual suele ser curvo, como en *Sphenodon punctatus* y un supuesto esfenodontino de la Formación Morrison. Sin embargo, es probable que esto se deba a la condición juvenil del espécimen porque muestra una suave convexidad y una suave concavidad post-sinfisial que anticipa una forma adulta sub-sigmoidea, tal como la que muestra el supuesto ejemplar juvenil *Theretairus antiquus*.

La región sinfisial porta una extensa punta o espolón, aunque quebrado y aun bastante cubierto de sedimento en la laja A (Figura 18A, D). No es posible determinar si porta un diente terminal como ocurre en *Sphenodon*, *Sphenovipera*, *Cynosphenodon*, *Rebbanasaurus*, el esfenodóntido de Kirtlington, y los esfenodontinos LACM 135616 y 1335531 de la Formación Morrison (EEUU).

Un proceso mentoniano se halla presente aunque es mucho menos pronunciado que en opistodontes (Apesteguía y Novas, 2003), recordando más bien la condición presente en el juvenil de *Cynosphenodon*, *Sphenovipera* y *Theretairus*, y también los esfenodontidos de Morrison LACM 135616 y 1335531.

El proceso coronoideo es bajo y cuadrado, recordando la condición de *Sphenodon*, *Theretairus*, un ejemplar juvenil de Morrison y también varios opistodontes (Apesteguía

y Novas, 2003). En este aspecto, difiere claramente de *Clevosaurus* (Fraser, 1988), *Ankylosphenodon* (Reynoso, 2000) y el esfenodontino de Morrison LACM 1335531. El hueso coronoides no se ha preservado, pero el margen posterior del dentario porta la invaginación correspondiente al foramen mandibular, comúnmente compartido con el surangular.

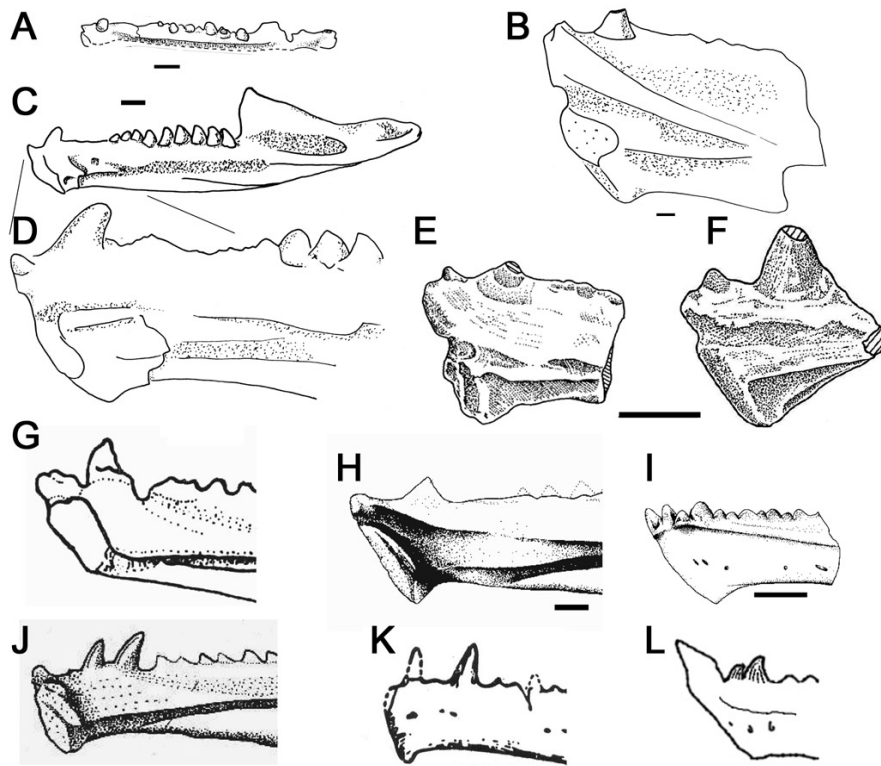


Figura 19. Comparación entre las sínfisis de algunos esfenodóntidos portadores de caniniformes en vista medial (excepto I, K, L). A, LACM 120469. B, LACM 135616. C and D, LACM 1335531. E, *Rebbanasaurus jaini* VPL/JU/KR2. F, esfenodóntido de Kirtlington BMNH R 12151. G, *Sphenodon punctatus*. H, *Cynosphenodon huizachalensis* IGM 6657. I, *Cynosphenodon huizachalensis* IGM 6658 (juvenil). J, *Sphenovipera jimmysjoyi* IGM 6076. K, *Theretairus antiquus* YPM 13764. L, MPEF-PV 2358. E modificado e invertido de Evans *et al.*, 2001, Figura 5D; F modificado de Evans, 1992, Figura 1A; G modificado de Throckmorton *et al.*, 1981, Figura 1B; H e I modificados de Reynoso, 2003, Figura 1B,C; J, modificado de Reynoso, 2005, Figura 2A; K, modificado de Simpson, 1926. Escala: 10 mm.

La cámara aductora es más ancha que alta, en forma de ojo y, difiriendo de la mayoría de los esfenodóntidos, donde la misma se halla ubicada más posteriormente que el centro del proceso coronoideo, en MPEF-PV 2358 se halla centrada directamente bajo el proceso (Figura 18 F). En el caso de *Sphenovipera* (Reynoso, 2005; Figura 2A), la forma de la cámara difiere de la de otros esfenodóntidos por ubicarse en forma oblicua en vez de horizontal.

El proceso posterior del dentario se halla quebrado y ligeramente desplazado, pero su superficie se ha preservado bien y la parte faltante ha dejado un claro molde que permite evaluar con precisión su forma y tamaño. El proceso es muy extenso, tanto como la base del proceso coronoideo, extensa de por sí. Por otro lado, es mucho más bajo que el del “Sphenodontid B” MCM121 de Evans y Sigogneau Russell (1997), recordando más bien el de *Cynosphenodon* y LACM 1335531. No se han preservado huesos postdentarios.

### Dentición

El ejemplar posee unos 19 dientes, aunque se infiere sobre la base del espacio disponible que habría presentado 20. Todos ellos son acrodontes, fuertemente cónicos, de forma bulbosa y de una proporción con la mandíbula similar a la mantenida por el “Sphenodontid B” (Evans y Sigogneau Russell, 1997). Ninguno ha preservado marcas de desgaste, excepto en la dentición eclosional cuya forma es redondeada y baja, lo que podría deberse al desgaste.

Como se ha dicho antes, el espolón sinfisial probablemente estuviera coronado por un diente terminal (Figura 18A), pero la preservación no permite comprobarlo y no se lo ha incluido en el conteo. Tras dicha punta, se alzan dos robustos caniniformes, fuertemente recurvados y profusamente estriados, siendo el segundo mucho más alto que el primero. Los caniniformes dobles recuerdan la condición de *Therapsid* y *Sphenovipera*, pero difieren porque MPEF-PV 2358 carece de separación alguna entre ellos (Figura 18 J, K). Además, los caniniformes densamente estriados presentan surcos anteriores que se asemejan a la condición presente en *Sphenovipera* (Reynoso, 2005). Sin embargo, aunque se hallan exactamente en la misma posición, aquellos de MPEF-PV 2358 son más amplios, formando un reborde anterior en la estructura del caniniforme, un carácter muy poco frecuente.



Tras la dentición sucesional, un diastema corto la separa de la serie eclosional. Ésta se compone de cuatro dientes pequeños, redondeados (tal vez por desgaste) y lisos, que presentan un tamaño alternado, como es característico de la dentición eclosional (Robinson, 1976).

Luego de un importante diastema, surge una nueva serie dental: los dientes adicionales, compuestos por 14 piezas cónicas a bulbosas algunas y filosas otras, comúnmente del doble de tamaño que los dientes eclosionales. Existe una marcada diferencia de tamaño entre los primeros cinco dientes adicionales (uno se ha perdido por rotura) y los restantes nueve, pero todos son similares en forma.

Si bien la dentición adicional de MPEF-PV 2358 incrementa su tamaño posteriormente como en todos los esfenodóntidos conocidos, siendo el décimo el mayor (en *Sphenovipera* Reynoso, 2005, es el onceavo), los dientes muestran un tamaño claramente alternado.

Otro aspecto característico de este espécimen es que los dientes adicionales alternados se hallan claramente agrupados en pares, separados del siguiente par por un corto espacio. Cada par está compuesto por un diente anterior alto y filoso y uno posterior bulboso y bajo, de modo que la pieza completa podría haber actuado como los dientes mandibulares de un mamífero no tribosfénico. Asimismo, los dientes adicionales medios a posteriores muestran una suave constricción o cíngulo basal que se asemeja a los dientes posteriores de los cocodrilos modernos. Los mismos carecen de estrías o rebordes.

La rotura de la pieza en dos lajas corre diagonalmente sobre el fósil, permitiendo observar la cara lateral de la región anterior, la cara medial de la región posterior y un corte sagital de la región media mostrando la estructura interna de los dientes. El tercer y cuarto diente adicional posterior (octavo y noveno adicional) permiten la inspección de sus respectivas cavidades pulpares (Figura 20B). Como el diente más anterior no se ha roto en forma sagital, sólo parte de su cavidad es visible, mientras que en el siguiente el corte es completo. Las cavidades pulpares son amplias en ambos casos, expandidas en el interior de cada diente y angostándose ventralmente, pero permanecen abiertas y se unen entre sí justo antes de alcanzar el margen dorsal del canal de Meckel a través de una conexión ventral oblicua, como fuera reportado por Reynoso (2000) para la dentición única de *Ankylosphenodon*.

El quinto y sexto diente adicional posterior (décimo y onceavo adicional), y particularmente el primero de ellos, son los mejores casos de estudio para inspeccionar la cavidad pulpar (Figura 20B). Como este diente bulboso ha sido seccionado en un plano sagital perfecto y se ha mantenido sin quebraduras, expone en su totalidad la cavidad pulpar. Ésta muestra una forma romboide; con una pequeña angostura que la separa del margen dorsal del canal de Meckel, formando un *cíngulo*, seguido de un ensanchamiento máximo localizado en la base del diente y un angostamiento rápido y homogéneo por ambos lados que le otorga una forma triangular y una altura máxima centrada. La cavidad pulpar se halla rodeada de una gruesa capa de dentina blanca que es surcada por numerosas líneas radiales, las prolongaciones de los odontoblastos que corren desde la cavidad pulpar hasta la base del esmalte. El sexto externo de la capa de dentina está representado por una capa diferente, un tipo de dentina hialina que se hace más gruesa hacia el tope de la corona. La parte más externa está representada por una capa uniforme de grueso esmalte que parece compuesto de unidades prismáticas y cubre a la pieza dentaria en su totalidad. Una línea odontoblástica conspicua corre desde la parte superior de la cavidad pulpar hasta la base del esmalte.

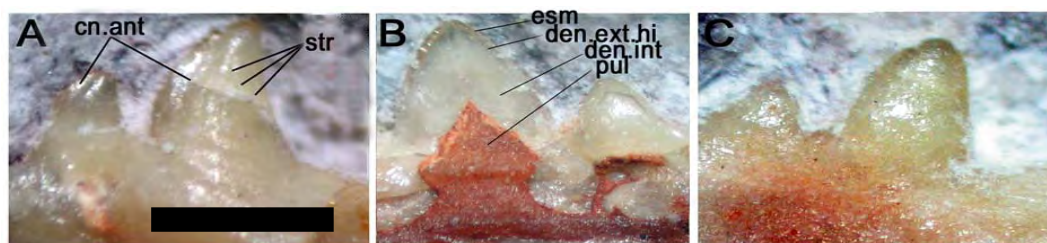


Figura 20. MPEF-PV 2358. A, detalle de los caniniformes mostrando el patrón estriado del esmalte. B, dientes adicionales medios seccionados sagitalmente mostrando su estructura interna (izquierda) y uno más pequeño mostrando la bulbosa superficie externa y la suave constricción basal. C (invertida), primeros dientes adicionales posteriores (sexto y séptimo adicionales) mostrando una forma externa bulbosa y constricción basal menos evidentes. Escala 1 mm.

Más allá de su condición fragmentaria, MPEF-PV 2358 es parte de un importante taxón que contribuye a entender la diversidad y distribución de los esfenodontinos en el Jurásico. Una primera inspección al material, en relación a su

pequeño tamaño y el patrón alternado de su dentición sugiere que se trata de un ejemplar juvenil. Sin embargo, los 25 mm que alcanza el dentario, los crecidos caniniformes sucesionales, la permanencia de cuatro dientes eclosionales, y la identificación de la alternante serie siguiente como 14 adicionales, nos permiten considerar a MPEF-PV 2358 como un estado ontogenético T4 (de Robinson, 1976 y Reynoso, 2003). Esto significa que, considerando a *Sphenodon* como modelo, MPEF-PV 2358 representa a un individuo de varios meses de edad, casi un joven adulto.

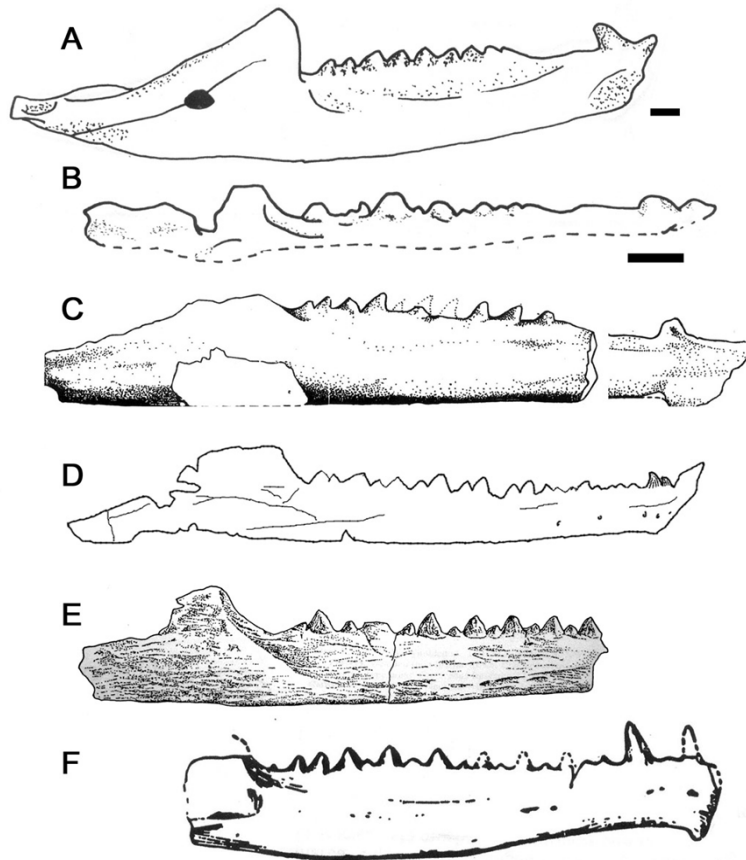


Figura 21. Comparación entre varias mandíbulas de esfenodóntidos con caniniformes en vista lateral. A, LACM 135531. B, LACM 120469. C, *Cynosphenodon huizachalensis* IGM 6652. D, MPEF-PV 2358. E, “Sphenodontid B” MCM121. F, *Theretairus antiquus* YPM 13764. C modificado de Reynoso, 1996, Figura 2; E modificado de Evans y Sigogneau-Russell, 1993, Figura 4 B (invertida); F, modificado de Simpson, 1926. Escala: 10 mm.

La dentición sucesional aparece muy temprano en la ontogenia, con la culminación del estado T, y los dientes crecen continuamente a lo largo de la vida del individuo, alcanzando un tamaño mayor aún que el de los adicionales. El primer sucesional reemplaza a algunos de los dientes eclosionales anteriores y el segundo, de mayor tamaño, presente en *Sphenodon*, reemplaza a otro grupo de eclosionales y a veces también al primer sucesional. Tal como lo expresara Reynoso (2003), la presencia de un verdadero caniniforme de generación sucesional, y especialmente dos, no solo significa la presencia de dientes de gran tamaño, sino que representa de una nueva generación dental, peculiar y única entre esfenodóntidos. Representa una estructura novedosa y un conjunto de caracteres que dan soporte a la monofilia de los Sphenodontinae.

Adicionalmente, los caniniformes de *Sphenodon*, *Cynosphenodon* y *Theretairus* son masivos pero desprovistos de cualquier tipo de ornamentation, por lo que difieren de los de MPEF-PV 2358 en quien los caniniformes se hallan densamente estriados y portando dos surcos anteriores. La presencia de estos canales en un esfenodontino de caniniformes dobles constituye una rápida asociación con la condición de *Sphenovipera* (Reynoso, 2005), propuesto como un esfenodóntido ponzoñoso. Desafortunadamente, la región postdentaria no fue preservada y no es posible calcular su acortamiento relativo y consecuentemente su condición de mordedor rápido o fuerte. Sin embargo, la presencia de surcos en los caniniformes de MPEF-PV 2358 en la exacta posición de aquellos de *Sphenovipera*, aunque más anchos, refleje tal vez una condición no tan derivada como la del taxón mexicano.

MPEF-PV 2358 comparte con *Cynosphenodon* y *Sphenodon* una región ventral del dentario casi recta (en realidad, en *Sphenodon* es más curva), la presencia de caniniformes sucesionales, dentición adicional anteroposteriormente corta, más bien circular en sección, heterogéneamente separados entre sí (los anteriores más espaciados que los posteriores) y desprovistos de estrías o rebordes.

Debido a su complejo patrón acrecional y series dentales diferentes, la dentición de los esfenodóntidos no es fácil de interpretar. Sin embargo, en los esfenodóntidos adultos, los dientes tienden a incrementar su tamaño hacia atrás homogéneamente, tal como ocurre en *Planocephalosaurus* y los opistodontes, donde el último diente es el mayor (Fraser and Walkden, 1984). Así, la dentición adicional de *Cynosphenodon* incrementa su tamaño hasta el décimo adicional, tras el cual decrecen, como también ocurre en MPEF-PV 2358. En *Sphenovipera* el onceavo es el mayor y en *Sphenodon* y

*Sigmala* (Fraser, 1986) los mayores son, en general, los adicionales medios. En *Palaeopleurosaurus* y algunas especies de *Clevosaurus*, el mayor diente es el anteúltimo.

En MPEF-PV 2358, a diferencia de los demás esfenodóntidos, la dentición adicional incrementa su tamaño en sentido posterior como un patrón general, pero van alternando su tamaño. Esta alternancia es muy peculiar ya que los dientes se agrupan en dúos formados por una pieza anterior alta y puntiaguda seguida de un diente bulboso y bajo, desprovisto de estrías o rebordes. Separando cada dúo hay un pequeño espacio.

En una serie dental continua, la retención de un carácter juvenil es posible. Sin embargo, en el caso en estudio, se trata de generaciones dentales diferentes, con distintas formas, estructura y posición.

Así, la presencia de una serie completa de dentición adicional alternante en tamaño no implica sólo la retención de un carácter juvenil, sino la adopción en la generación adicional de una característica de la generación eclosional o, más extraño aún y menos posible, que toda la dentición siguiente esté constituida por eclosionales de mayor tamaño y que los adicionales no hayan salido aún.

Más allá de la problemática de su origen, cada par actúa como una unidad que recuerda superficialmente al diente molariforme de un mamífero no tribosfénico, con una región anterior de corte y una posterior de machaque en la misma unidad funcional, abriendo numerosas posibilidades dietarias, en especial para esfenodóntidos, uno de los pocos grupos de lepidosaurios que mastican su comida.

Adicionalmente, la compleja capa doble de dentina bajo el esmalte esboza las posibilidades de una dieta especializada. Otros caracteres como un bajo proceso coronoideo, un largo proceso posterior del dentario y la posición de la cámara abductora apuntan a un panorama biomecánico interesante pero cuya dilucidación excede esta aproximación a los esfenodontes jurásicos.

El hallazgo de MPEF-PV 2358 representa el primer esfenodóntido para el Jurásico de Sudamérica. Esto no es inesperado ya que se conocen varias especies para el Triásico y Cretácico. Sin embargo, MPEF-PV 2358 no es un *clevosaurio* ni un *eilenodontino*; sino un esfenodontino, el mismo grupo que el actual *Sphenodon*.

Los esfenodontinos, como ocurre en numerosos grupos de tetrápodos, han tenido un origen pangéicos o neopangéico, tras el cual radiaron por todo el mundo en una época en la que Laurasia y Gondwana constituían una misma unidad. La presencia de esfenodontinos en el Jurásico de Gran Bretaña (Evans, 1992) y ahora en el Jurásico de

Patagonia, demuestran la antigüedad del grupo. Así, MPEF-PV 2358 representa el primer registro certero de un esfenodontino fósil para el hemisferio sur, con las implicancias que esto tiene en relación a la presencia del actual *Sphenodon* en Nueva Zelanda.

MPEF-PV 2358 muestra también una peculiar dentición en la que las series de dientes adicionales se hallan alternadas en tamaño, como ocurre en la dentición eclosional de los juveniles, y sus caniniformes con surcos los relacionan no solo filogenéticamente sino también funcionalmente con otros esfenodontinos venenosos.

#### 6.4. ESFENODONTES DEL JURÁSICO SUPERIOR

---

En las rocas del Jurásico Superior, los restos de esfenodontes son abundantes, si bien restringidos a Euramérica (Evans, 1995), tanto en Norteamérica (Gilmore, 1909; Simpson, 1926; Rasmussen y Callison, 1981) como Europa (Huene, 1952; Cocude-Michel, 1963; Fabre, 1981; Carroll, 1985a; Evans, 1992).

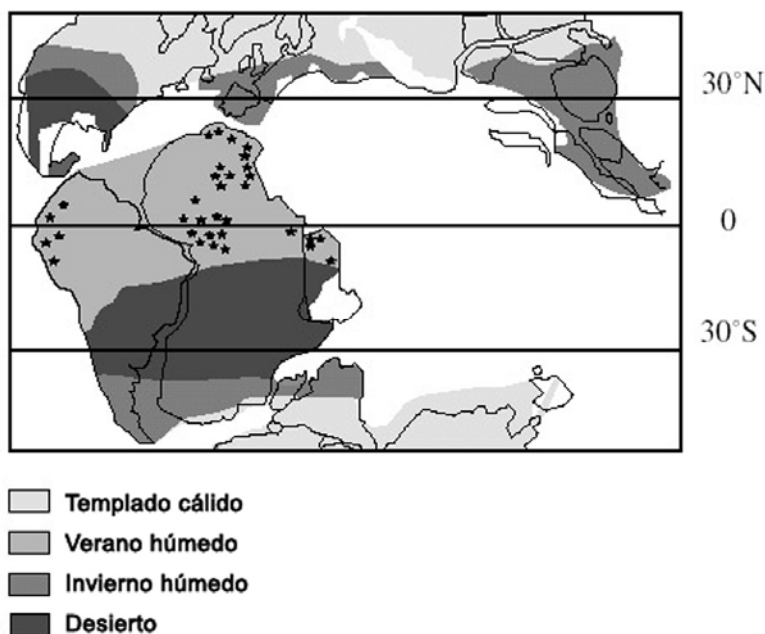


Figura 22. Paleomapa de climas mundiales a fines del Jurásico basado en la distribución del género de podocarpácea *Metapodocarpoxylon* (Modificado de Philippe *et al.*, 2003).

#### 6.4.1. CALIZAS LITOGRAFICAS EUROPEAS

Ricos yacimientos fosilíferos formados a partir de los depósitos calcáreos del Mar de Tethys afloran en distintos países europeos formando, en muchos casos, calizas litográficas. Entre ellos destaca Alemania, con la rica región fosilífera de Solnhofen. De esta localidad provienen numerosos ejemplares de esfenodontes de edad Titoniana (Evans, 1994; 2003), entre los que se destacan esfenodontes terrestres de miembros largos como *Homoeosaurus solnhofensis* (Solnhofen, Canjuers), *H. maximiliani* (Kelheim, Eichstätt y Wintershoff), *H. parvipes* (calizas calcáreas alemanas, procedencia exacta desconocida), *Kallimodon pulchellus* (Painten, Kapfelberg), *Piocormus laticeps* (Kelheim) y *Leptosaurus neptunius* (Monheim), un género en discusión. Los mismos han sido descritos en detalle por Zittel (1887); Meyer (1860; 1925; 1963); Fabre (1974) y Cocude-Michell (1963).

El hallazgo de *Homoeosaurus* ha permitido estudiar en detalle la estructura de sus manos y pies, pero sus extensos rebordes en la dentición maxilar han hecho que se lo relacione con *Opisthias* (Fraser, 1988).

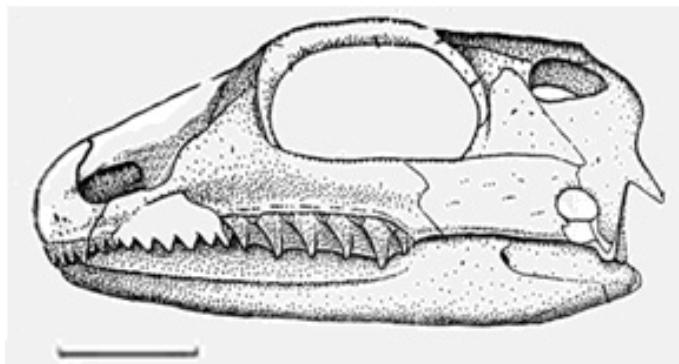


Figura 23. *Homoeosaurus maximilliani* de acuerdo a una retrodeformación realizada por el autor sobre la interpretación de Wu (1994). Nótese lo amplio del yugal, lo reducido de la fenestra infratemporal y el proceso posterior del escamoso. Escala: 5 mm.

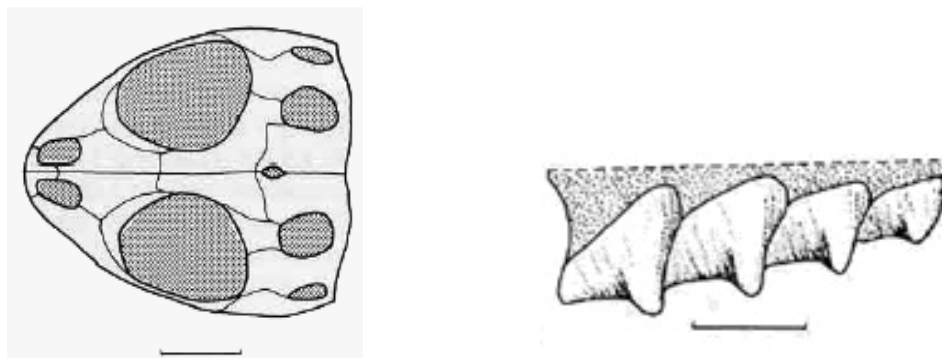


Figura 24. *Homoeosaurus maximilliani* de acuerdo a Cocude-Michell (1963) en Fraser (1986). Nótese lo amplio de la tabla parietal (euriparietal) y las fenestras redondeadas. Escala: 5 mm. A la derecha, detalle de la dentición adicional maxilar de acuerdo a Cocude-Michell (1963). Escala: 2 mm.

El amplio yugal que presenta *Homoeosaurus maximilliani* recuerda al de los eilenodontinos. Sin embargo, la fenestra infratemporal queda aquí desplazada hacia atrás y no hacia la parte posteroventral del cráneo. La tabla parietal es muy amplia (euriparietal) y las fenestras supratemporales son redondeadas y pequeñas.

El proceso posterior del escamoso en forma de gancho, un carácter que parecía ser autapomórfico de este taxón, resultó estar presente también en MPCA 301, un ejemplar juvenil de *K. avelasi*. Es muy posible que este carácter sea de una distribución muy amplia pero resulta difícil de observar en especímenes bidimensionales, por lo que su presencia puede no ser visible.

*Kallimodon* corresponde a un linaje distinto, probablemente en relación a los safeosaurios, como lo indica su rostro alargado y su condición estenoparietal. Según Reynoso (1997) y Reynoso y Clark (1998) representan sucesivos grupos externos entre los esfenodontes corona y los clevosaurios. Sus extensos rebordes dentales han hecho que se lo relacione tanto con *Homoeosaurus* como con *Opisthias*.



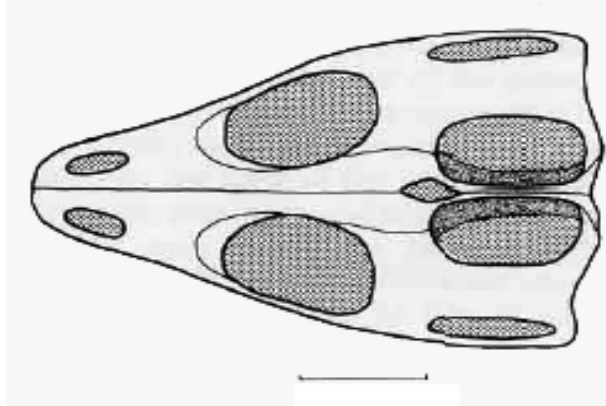


Figura 25. *Kallimodon pulchellus* de acuerdo a Cocude-Michell (1963) en Fraser (1986). Nótese lo angosto de la tabla parietal (estenoparietal) y las fenestras alargadas. Escala: 5 mm.

Los ejemplares de *K. pulchellus*, como se muestra a continuación, suelen preservarse bidimensionalmente pero muy completos. El espécimen que se muestra fue hallado en 1988 cerca de Schmaupfen y es de edad kimmeridgiana tardía, según Renesto y Viohl (1997).



Figura 26. SCHA 40, Jura Museum, Willibaldsburg, Eichstaett, Alemania, en vista ventral. Tomado de Cocude-Michell (1963). Escala: 10 mm.

#### **6.4.2. FORMACIÓN MORRISON, COLORADO A WYOMING, E.E.U.U.**

La Formación Morrison representa la acumulación en tiempos titonianos de los sedimentos erosionados de las “Rocallosas Ancestrales”, distribuidos sobre una vasta cuenca de mas de 1.000.000 km<sup>2</sup>, siguiendo la retirada de los mares jurásicos del interior occidental de EEUU y hacia Canadá en el norte.

Hacia mediados de los 1880's Elmer Riggs, del Columbian Field Museum of Chicago realizo importantes hallazgos de micro y mesovertebrados en la famosa Quarry 9 (Como Bluff, Albany County, Wyoming) estudiados luego por Gilmore (1928). Quarry 9 se da en la llamada “litofacies C”, cercana a los niveles medios de la Formación Morrison, en el Miembro Brushy Basin.

Los restos de micro y mesovertebrados, incluyendo pequeños mamíferos, anfibios (anuros y caudados), peces, tortugas, cocodrilos, escamados y esfenodontes, fueron también recobrados posteriormente por E. Riggs en la región de Fruita, en el oeste de Colorado entre 1901 y 1904 (Riggs, 1903; 1904), por ello conocida como FPA (Fruita Paleontological Area), cerca de las poblaciones de Grand Junction y Delta, donde nuevas exploraciones fueron realizadas por Hecht y Estes en 1960, y por Erickson y Callison en 1979.

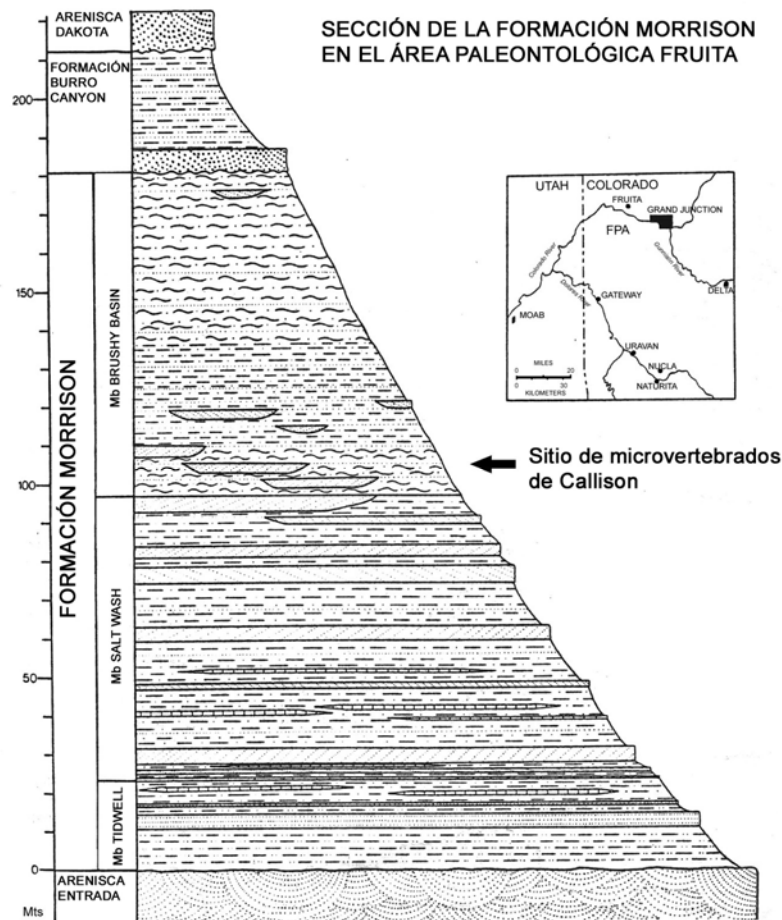


Figura 27. Columna estratigráfica mostrando la posición de la localidad portadora de material de esfenodóntidos de Callison.

Los esfenodontes, como restos de micro y mesovertebrados, no son fáciles de hallar en la mayoría de las zonas de exposición de la Formación Morrison. Si bien se llevan colectados a la fecha decenas de restos, estos se encuentran claramente infrarepresentados frente a la abundancia de dinosaurios. De hecho, únicamente la “litofacies C” produce ocasionalmente huesos pequeños y, más raramente, algunas concentraciones.

Más allá de la sorprendente diversidad evidenciada entre los esfenodontes de México (probablemente un sesgo preservacional), los esfenodontes del Jurásico Superior de la Formación Morrison se hallaban aparentemente restringidos a unas pocas formas claramente diferentes: *Opisthias*, *Eilenodon* y *Theretairus*. El espécimen que constituye el holotipo de este último fue considerado por algunos investigadores como un ejemplar juvenil de *Opisthias* (e.g., Hoffstetter, 1953). Por otro lado, para otros

investigadores como Simpson (1926), Fraser (1986), Reynoso (2007) y la presente contribución, representa un taxón válido, y de hecho perteneciente a los esfenodontinos, un linaje distinto al de *Opisthias*. En el estudio de materiales realizado en la presente tesis se han reconocido al menos seis taxones para la Formación Morrison, cuya descripción *in extenso* escapa a los objetivos del presente trabajo de tesis.

Todos los taxones de la Formación Morrison son aquí rediagnosticados y redescritos luego del hallazgo de material adicional por Callison en los 70's, con el fin de proporcionar un contexto más estable que permita situar a los esfenodontes del Cretácico de Patagonia en un marco más claro. Asimismo, este conocimiento adicional refuerza la sorprendente diversidad anatómica de estos esfenodontes.

Tanto el esfenodonte eilenodontino *Eilenodon robustus*, de la Formación Morrison, como *Toxolophosaurus cloudi*, de la Formación Kootenai respectivamente, ambas expuestas en sedimentos del Jurásico Tardío y Cretácico Temprano de América del Norte, han sido mejor comprendidos tras el estudio de *Kaikaifilusaurus avelasi*, esfenodóntido del Cretácico Superior de Patagonia, y el primer eilenodontino completamente conocido. Recientes análisis filogenéticos (Apesteguía y Novas, 2003) proporcionaron evidencia de las cercanas relaciones entre ambos taxones y con *Opisthias rarus*, un esfenodonte muy citado pero realmente poco conocido de la Formación Morrison. El análisis cladístico aquí desarrollado proporciona un reordenamiento de estos taxones en el clado Opisthodontia, donde *Opisthias rarus* se sitúa como grupo hermano de los esfenodontes eilenodontinos, taxón que incluye hasta ahora los géneros *Eilenodon*, *Toxolophosaurus* y *Kaikaifilusaurus*.

El análisis de Apesteguía y Novas (2003) incluye a *Opisthias* como una forma basal del grupo monofilético Opisthodontia, mientras que el análisis aquí desarrollado excluye a *Toxolophosaurus* del grupo, lo que probablemente se revierta con el hallazgo de más material.

El otro esfenodonte importante de Morrison es el aún pobremente conocido *Eilenodon robustus* Rasmussen y Callison, 1981. Material referido a esta forma fue recientemente publicado por Foster (2003) y nuevo material es aquí mostrado y descrito logrando así un cuadro mas completo de la anatomía de este taxón, su importancia paleoecológica y sus relaciones filogenéticas. La descripción original de *Kaikaifilusaurus* permitió interpretar elementos anatómicos de *Eilenodon* y *Toxolophosaurus cloudi*.

*Theretairus*, el menos conocido de los géneros de Morrison, se asemeja superficialmente a *Opisthias*, aunque esto es sólo en algunos aspectos plesiomórficos.

Lo interesante de esta forma es que pertenece a una radiación de esfenodontes completamente diferente y la única viviente: los esfenodontinos (Simpson, 1926; Evans, Kirtlington; Fraser, 1986). Según el material original más el adicional aquí descrito, *Theretaurus* es caracterizado por un muy pequeño tamaño (cráneo del adulto no mayor a 30 mm).

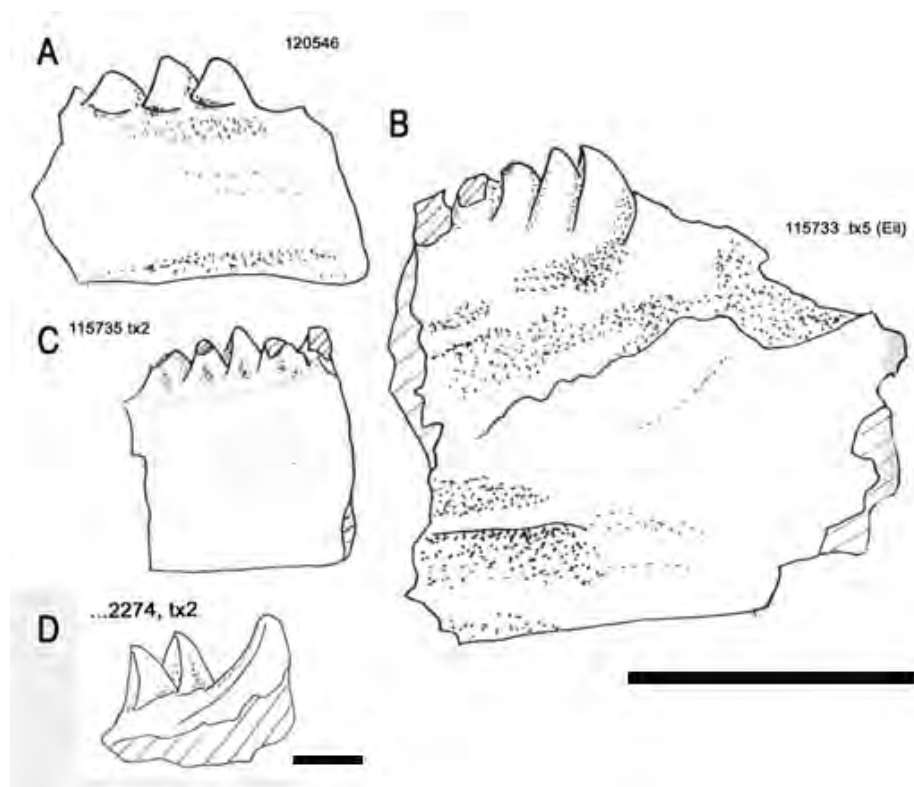


Figura 28. Fragmentos mandibulares de esfenodóntidos de la Fm. Morrison a la misma escala. A, LACM 120546, *Opisthias* sp. (taxón 3); B, LACM 115722, *Eilenodon robustus* (taxón 6); C, LACM 115735, *Opisthias* sp. (taxón 2), fragmento mandibular en vista lateral; D, LACM 122274, *Opisthias rarus* (taxón 2), fragmento mandibular en vista medial. Nótese la diferencia de tamaño entre *Eilenodon* y los demás, una característica que se incrementaría aún más en el linaje a lo largo del Cretácico. Escala: 10 mm (A, B, C); 2 mm (D).



Figura 29. *Toxolophosaurus* y *Eilenodon* en ilustración de J.A. González.

#### 6.4.2.1. El grupo corona

REPTILIA Müller 1845

LEPIDOSAURIA Haeckel, 1866

RHYNCHOCEPHALIA Günther 1867 (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988)

SPHENODONTIA Williston, 1925

SPHENODONTIDAE Cope, 1869

#### Taxón innominado

**Contenido taxonómico:** *Sphenodon punctatus*, *Kaikaifilusaurus avelasi*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes.

**Características diagnósticas:** postorbitales mas largos que los frontales; palatinos con hilera dentaria recta que acompaña a la hilera maxilar; reducción de las hileras dentarias palatinas a una sola; reducción del ectopterigoides; proceso retroarticular corto; cuenca sobre la cara lateral del postorbital limitada por arista horizontal dorsal y fenestra suborbital relictual, reducida por agrandamiento del palatino.

#### 6.4.2.2. OPISTHODONTIA Apesteguía y Novas, 2003

Los Opisthodontia son un linaje de esfenodóntidos eupropalinales extintos que incluye las mayores formas conocidas de esfenodontes terrestres, correspondiendo a un biocrón conocido que se extiende entre el Jurásico Tardío hasta el Cretácico Tardío. Constituyen el grupo hermano de los Sphenodontinae.

**Definición:** *Opisthias rarus*, *Kaikiaifilusaurus avelasi*, su ancestro común más cercano y todos sus descendientes.

**Diagnosis modificada:** Tamaño mediano a grande (cráneo de 30 a 150 mm); mandíbula con sínfisis de tipo amplio con un proceso ventromedial redondeado pero bien definido; proceso coronoides del dentario corto, débil ó ausente (menos de la mitad de la altura mandibular); ausencia de reemplazo dentario apreciable en juveniles y adultos, sólo dentición adicional; regionalización dentaria con dientes juveniles pequeños (eclosionales) en la región anterior del maxilar y dentario ausentes, sólo con adicionales acrodontes; ancho marginal de los dientes: rectangulares o más anchos que largos y dientes del dentario con rebordes anteromediales presentes.

**Otros caracteres de importancia filogenética:** Prefrontales robustos; nasales abultados; buen desarrollo del espolón sinfisial; mandíbulas suavemente curvadas; dientes opuestos (con la cúspide orientada anteriormente); dientes maxilares con rebordes posteromediales; dientes con estrías convergentes ventralmente en la cara posterior o posteromedial y faceta glenoidea de la mandíbula simétrica, dividida por una cresta central longitudinal.

##### 6.4.2.2.1. *Opisthias*

Genero *Opisthias* Gilmore, 1909

**Especie tipo.** *Opisthias rarus* Gilmore, 1909

**Diagnosis modificada:** Dientes cuadrangulares en vista oclusal con concavidad anterior en forma de media luna y ápice sobre el borde de la misma; dientes maxilares con rebordes posteromediales; dientes mandibulares con rebordes anteromediales y

anterolaterales; mandíbulas de curvatura suave; proceso mentoniano en punta posteroventral y espolón sinfisial casi ausente, bajo y redondeado.

***Opisthias rarus*** Gilmore, 1909

**Diagnosis modificada:** proceso coronoideo mediano, no abrupto y puntiagudo, como un triángulo isósceles; mandíbula alta, con un dentario de unas 3 veces la altura de los dientes sobre él; dientes mandibulares con una estría lateral central triangular predominante; dientes mandibulares con al menos dos estrías mediales y dientes mandibulares con rebordes de superposición leve.

Simpson describió adicionalmente un maxilar incompleto que no fue hallado en asociación al holotipo y cuya diferencia de tamaño en relación al mismo ha llamado la atención de varios investigadores (e.g., Fraser y Wu, 1998). En base a las características de la dentición mandibular del holotipo, se deducen algunos materiales maxilares como asignables a *Opisthias rarus*, poseedores de las siguientes características diagnósticas: dientes maxilares con fuerte estriado lateral sobre la parte cónica y dientes maxilares con estriado suave amplio medial.

**Holotipo.** USNM 2860

**Localidad y estratos.** Miembro Brushy Basin de la Formación Morrison en “Quarry 9” (Como Bluff, Albany County, Wyoming), edad Titoniana (Jurásico Superior).

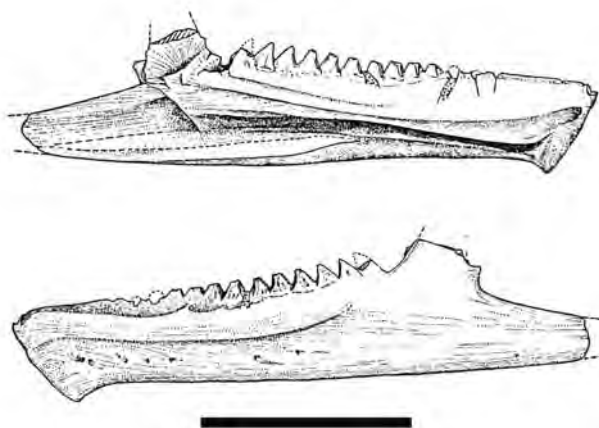


Figura 30. *Opisthias rarus*, ilustración del holotipo modificada de Throckmorton *et al.*, (1981). Escala: 10 mm.





Figura 31. Holotipo de *Opisthias rarus*. Escala: 10 mm.

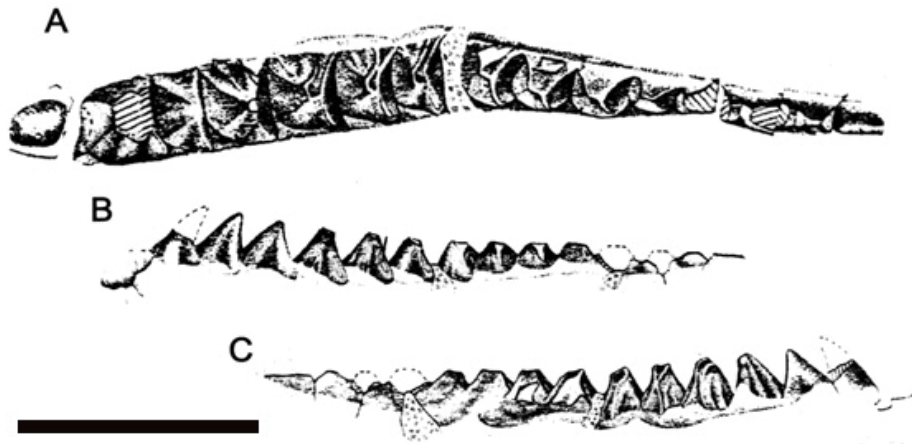


Figura 32. *Opisthias rarus*, holotipo. Detalle de la dentición del dentario en vista oclusal (A), lateral (B) y medial (C). Escala: 5 mm.

**Comentarios:** El paratipo, un dentario izquierdo (USNM 2858), resulta de gran utilidad para poder reconocer cuales de las características originalmente asignadas a *Opisthias rarus* son diagnósticas y cuáles representan variaciones individuales. El material adicional fue también colectado en 1884 del Quarry 9, Como Bluff, Albany, Wyoming.

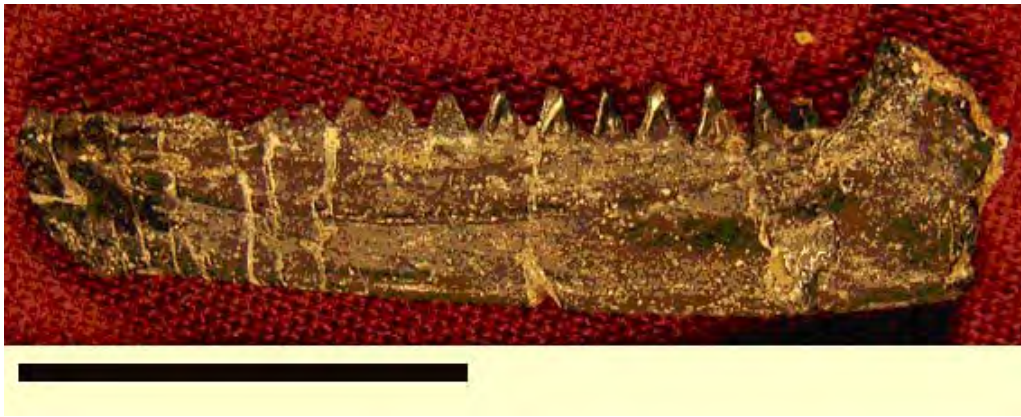


Figura 33. USNM 2858, paratipo de *Opisthias rarus* en vista lateral. Escala: 10 mm.

**Material de Fruita, Colorado:** De las colecciones de la FPA alojadas en el LACM, varios ejemplares de *Opisthias* fueron colectados en las campañas llevadas por Callison, principalmente a fines de la década de 1970 y mediados de los '80. Estos hallazgos se han realizado en el Miembro Brushy Basin aflorante en el Condado Mesa, en Colorado, en las siguientes sublocalidades según figuran en la respectiva ficha de colección:

- Localidad de Tom 4684, Mesa Co, Colorado (Callison, 1977; 1979; 1986)
- Localidad de Tom 5573, 30N 5E 6D y 45N 8E, Mesa Co, Colorado (Callison, 1987)
- Localidad 5574 Little Blue, Mesa Co, Colorado (Callison, 1987)
- Localidad 6174 Gordon's Nose, Mesa Co, Colorado (Callison, 1987)
- Localidad 2, SE ¼, NE ¼, NW ¼, sec. 24 T1N R3W, Mesa Co, Colorado (James Clark en julio de 1975; George Callison en 1976)
- Localidad GLC 79; horizonte P al Este del bulldozer ridge (Rasmussen, 1979)
- Localidad 3, JMC 79-2

Si bien esos nuevos especímenes, que son descritos aquí, se hallan mayormente desarticulados, representan aspectos cruciales para resolver la posición filogenética de los largamente desconocidos esfenodontes de Morrison. Es más, la abundancia de estas colecciones permitieron comprender que algunos de estos especímenes asignados a *Opisthias* son en realidad formas adultas de *Therapsidius*, lo que claramente explica la ausencia de diente caniniforme en el verdadero *Opisthias*. Este interesante aspecto se suma a algunas otras diferencias relativas como el alto relativo de la mandíbula; el

proceso mentoniano o infrasinfisial; el receso suprasinfisial y algunos aspectos de la morfología de los dientes adicionales, todos ellos poseedores de profundas implicancias filogenéticas.

Si bien aquí se considera la división de los supuestos especímenes adultos de ‘*Opisthias*’ en varias formas, no es sencillo realizar esto en los especímenes desprovistos de cráneo, siendo los caracteres postcraneos aun difíciles de sustentar en razón del desconocimiento presente sobre la anatomía completa de estos taxones. Es más, es asimismo imposible considerar realizar una asignación por abundancia relativa ya que, de acuerdo a los materiales del LACM, *Theretairus* parece ser al menos tan común como *Opisthias*.

La revisión del material ha permitido identificar varios taxones. El taxón 1, probablemente un juvenil del taxón 2 o del 3, presenta dientes adicionales abultados, separados entre sí, sin ningún tipo de estría; el taxón 2, *Opisthias rarus*, presenta estrías características y un proceso coronoideo bajo; el taxón 3, *Opisthias* sp., no presenta estrías y su proceso coronoideo es muy alto; el taxón 4, un esfenodontino; el taxón 5, el esfenodontino *Theretairus antiquus*, y el taxón 6, *Eilenodon robustus*.

Entre el material reconocido, resulta evidente que las distintas especies de *Opisthias* conforman el material más abundante, pero *O. rarus* es sólo una de ellas. Se muestran a continuación materiales mandibulares y maxilares de esta especie.

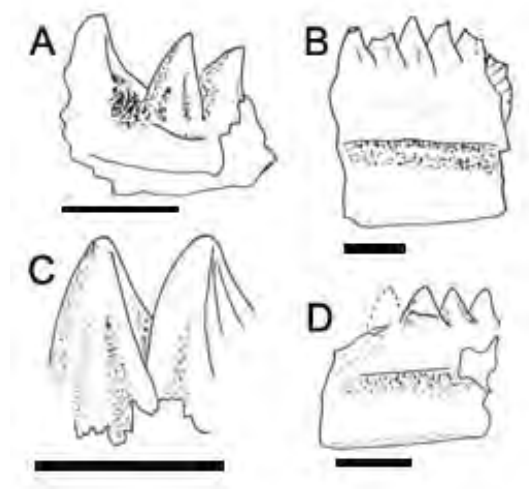


Figura 34. Dientes de *Opisthias* cf. *rarus*. Escala: 1 mm.



Figura 35. dientes mandibulares de *Opisthias* sp. Escala: 2 mm.

Simpson (1926) asignó a *Opisthias rarus* un maxilar derecho que porta 11 dientes incompletos más las bases de dos más y es esperable que hubiera llevado cuatro o cinco más en la parte faltante del maxilar. No se ha podido acceder al material original por observación directa, pero el material de Simpson no presenta buenos detalles como para poder compararlo con confianza.

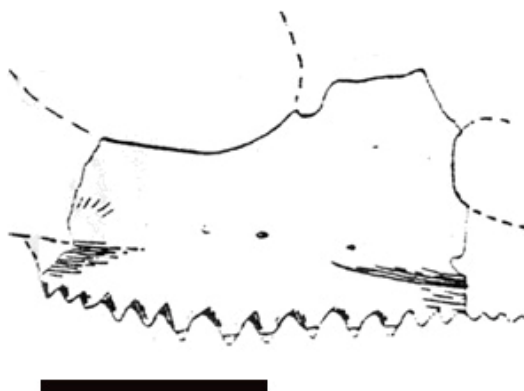


Figura 36. Maxilar asignado a *Opisthias rarus* por Simpson (1926). Escala: 5 mm.

En vista lateral, la única ilustrada, el maxilar es alto. Sus dientes son muy pequeños con respecto a la altura del hueso, o se encuentran tan desgastados que no es posible evaluar sus características. La diferencia de tamaño con respecto a la mandíbula puede deberse a cuestiones ontogenéticas, pero no se descarta su pertenencia a otra especie de *Opisthias*. Con posterioridad, varios otros maxilares han sido hallados, especialmente por las expediciones de Callison.

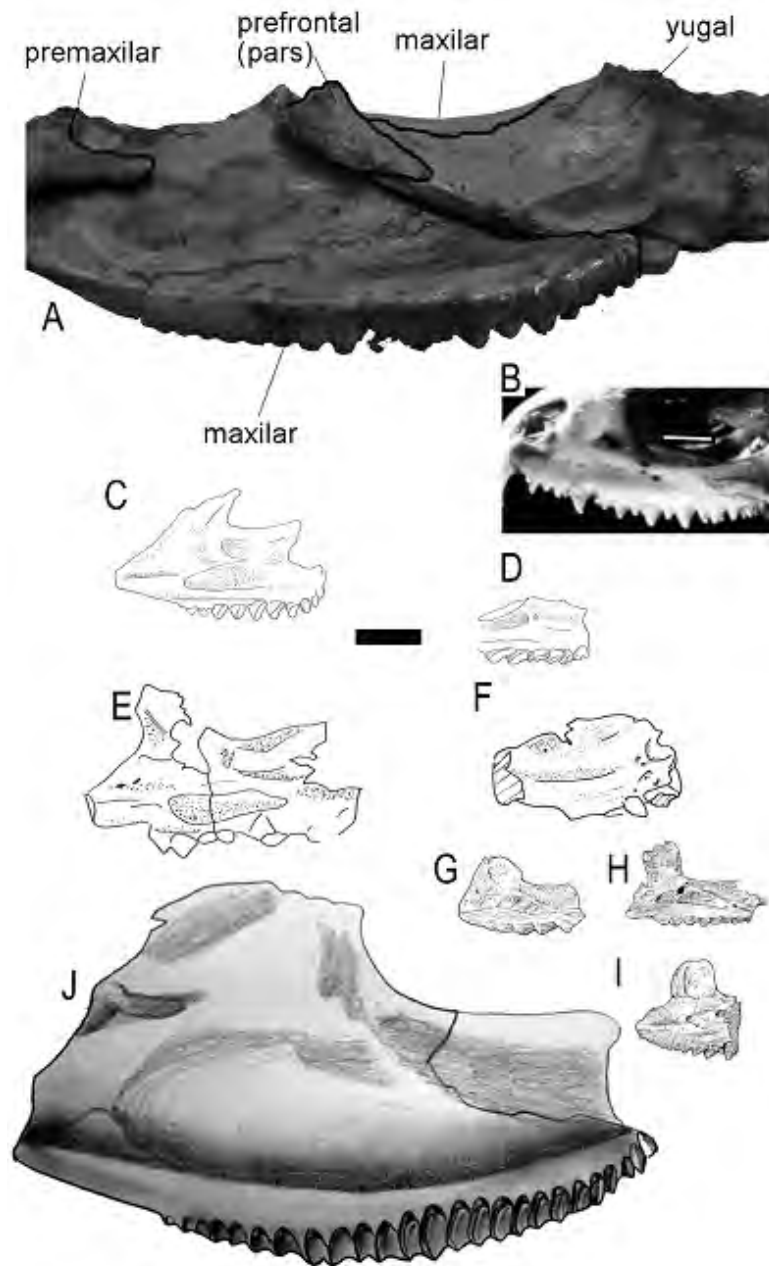


Figura 37. Maxilares diversos en vista medial mostrando la gran diferencia de tamaño del material que se describe y compara. A y J, *Kaikaifilusaurus avelasi*, fotografía y dibujo, con fines comparativos; B, *Sphenodon punctatus* en vista lateral con fines comparativos; C-F, materiales de la Formación Morrison, donde C es B5534, D es LACM 128138, E es MN-7959-13, F es NCN 6; G es *Clevosaurus hudsoni*; H es *Sigmala sigmala* e I es *Pelecymala robusta*. Todos a la misma escala: 5 mm.

Del material adicional estudiado pudieron extraerse algunas inferencias. Como en *Kaikaifilusaurus avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003), el maxilar no participa del margen de la narina pues es excluido por el extendido proceso posterior del premaxilar.

**Dentición maxilar:** El maxilar de *Opisthias* porta dientes con importantes rebordes posteromediales. Rebordes similares han sido descritos para formas marinas de Solnhofen y equivalentes. En el caso de *Opisthias*, la vista lateral de estos dientes presenta un cono con dos estrías principales (es decir, tres crestas) y el reborde, en altura descendiente, se eleva suavemente formando una cúspide terminal, en cuyo lado medial puede presentar una faceta de desgaste.

Muchos ejemplares asignados a *Opisthias* presentan un suave cóngulo en la base del diente que marca una discontinuidad distinta a la que se da en el caso de los eilenodontinos, donde los dientes se encuentran profusamente invadidos por dentina.

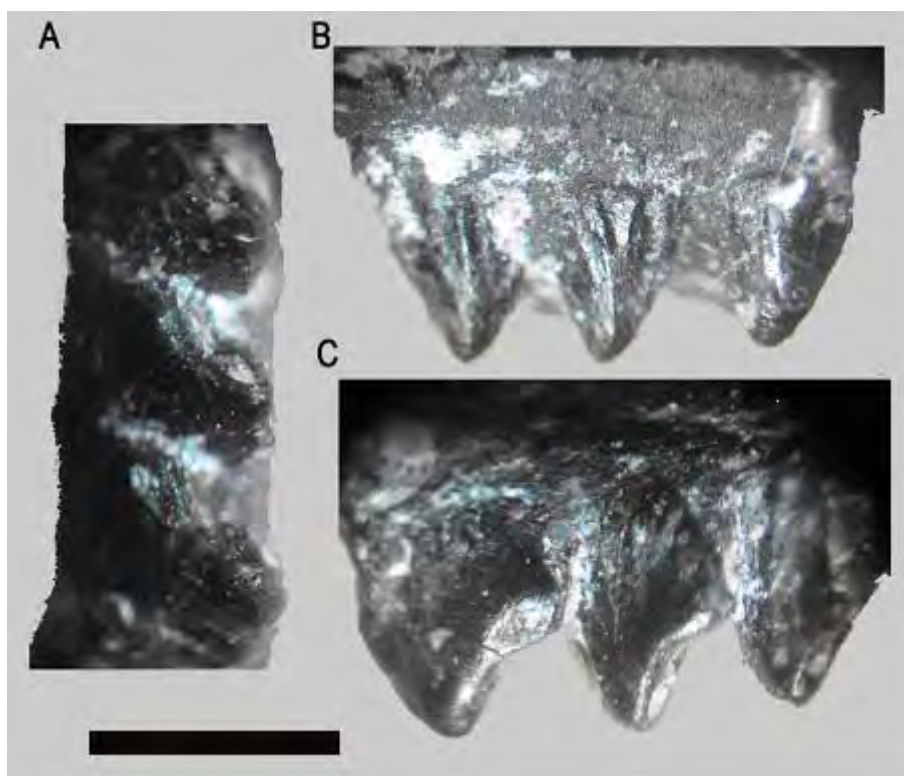


Figura 38. Dentición maxilar de *Opisthias* cf. *rarus* de LACM 135534. Nótese el fuerte estriado en vista lateral (B) y los notorios rebordes en vista oclusal (A) y medial (C). Escala: 3 mm.

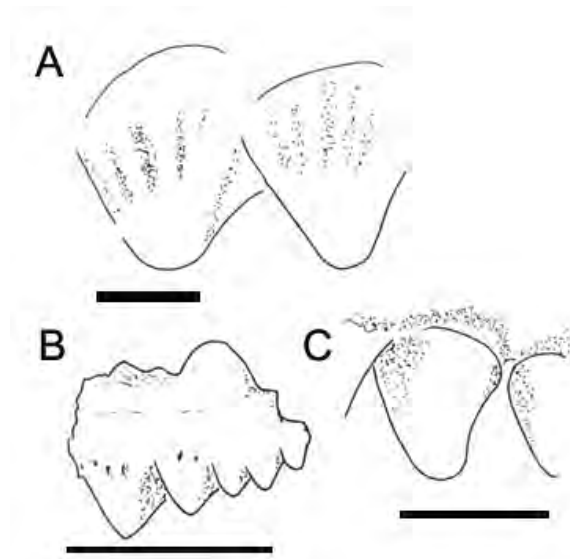


Figura 39. Dentición maxilar de *Opisthias* cf. *rarus* de LACM 128204 y 128173, donde se observa el estriado lateral. En el material de la derecha, probablemente el taxón 1, no se aprecia estriado. Escala: 1 mm (A y C); 5 mm (C).

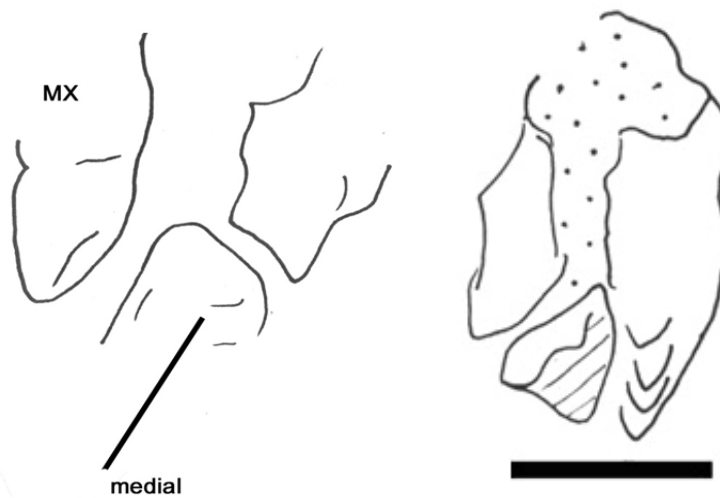


Figura 40. Fragmentos craneanos LACM 120470 asignados a *Opisthias* sp. donde puede apreciarse que el lado medial de la mandíbula, que ocluye contra la dentición palatina, no se encuentra en posición horizontal, el modo en que ocluiría en *Eilenodon robustus* según Foster (2003). Escala: 5 mm.



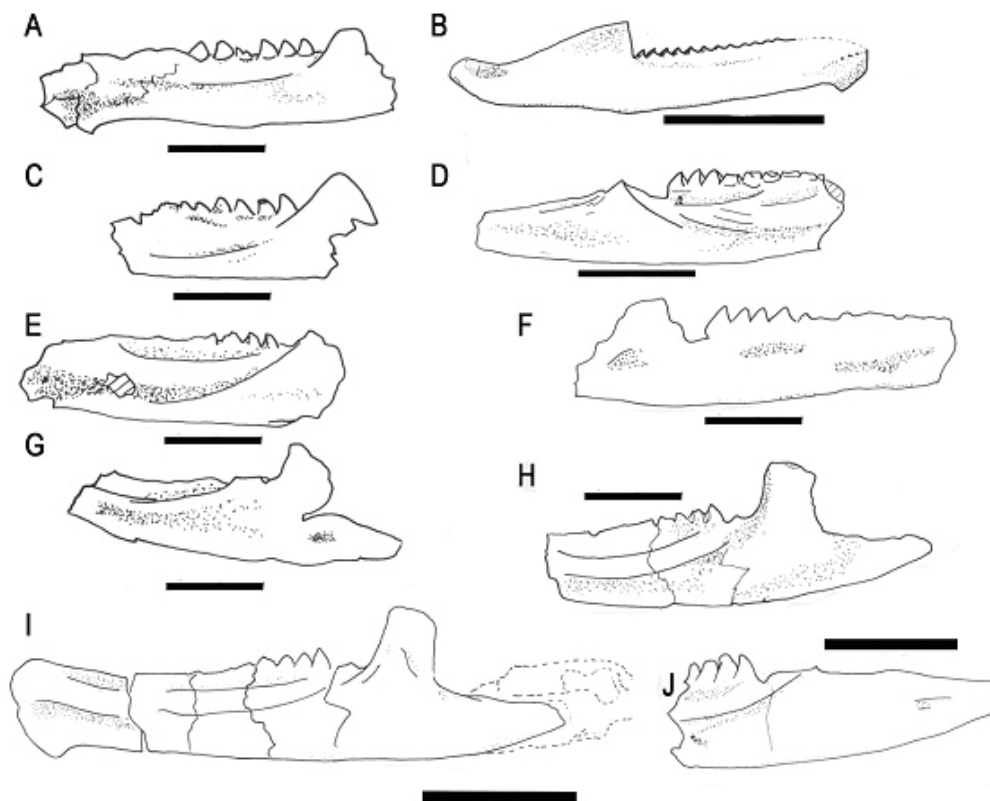


Figura 41. Diversidad de mandíbulas asignadas a *Opisthias* en vista lateral. En opinión del autor, muchas de ellas responden a distintas especies. *Opisthias rarus* (taxón 2) presenta típicamente dientes estriados y un proceso coronoideo bajo, mientras que el taxón 3, otra especie de *Opisthias* innominada, posee dientes adicionales sin estrías, más encimados y el proceso coronoideo alto. Estas diferencias son muy importantes como para deberse sólo a variabilidad intraespecífica. Adicionalmente, el taxón 3 presenta un desgaste mucho mayor en la dentición, lo que tal vez responda a diferentes ámbitos o hábitos alimentarios. El espécimen B proviene del Cañón del Huizachal, México, y se incluyó en la figura en virtud de su asignación a *Opisthias* (Reynoso, 1992). Escalas: 5 mm (A, C, D, E, F, G y H); 10 mm (B, I y J)

***Opisthias* sp.** Taxón innominado 3

**Caracteres diagnósticos:** dientes mandibulares abultados y sin estrías, cercanos entre sí; proceso coronoideo alto, abrupto aunque no recto y cuadrangular; dientes mandibulares con rebordes sin superposición y dientes mandibulares de desgaste acusado, nunca más de 4 dientes presentes.



**Material.** LACM 120467, NCN 11, 92030 C

**Localidad y estratos.** Miembro Brushy Basin de la Formación Morrison en Fruita Paleontological Area, Colorado, edad Titoniana (Jurásico Superior).

***Opisthias* sp.** Material de Fraser y Wu (1988)

**Material.** DINO 13860 y DINO 15944

**Localidad y estratos.** Miembro Brushy Basin de la Formación Morrison en DNM, Wyoming, edad Titoniana (Jurásico Superior).

El material asignable a *Opisthias* descrito por Fraser y Wu (1998) consiste en dos esqueletos incompletos provenientes de DNM 96 (DINO 13860) y DNM 307 (DINO 15944). El cráneo incompleto proveniente de la localidad DNM 400 (DINO 15911), será comentado más adelante.

DINO 15994 tiene su complemento dentario completo. La recta hilera dentaria palatina sugiere su pertenencia al grupo corona eupropalinal y los bien desarrollados rebordes posterolinguales de los dientes maxilares sugieren que se trata de *Opisthias rarus*. Los únicos cinco dientes adicionales presentes en el espécimen (aunque no ilustrados) permiten suponer que se trata de un individuo juvenil, tal como fuera expresado por los autores.

Por otro lado, DINO 13860, consiste en un esqueleto desarticulado y mal preservado. Si bien se trata del más dañado de todos los individuos, es también el que presenta mayor desgaste, por lo que muy probablemente represente un individuo adulto o senil de una forma de pequeño tamaño. El dentario es consistente con el descrito para *Opisthias*, tal como sugieren Fraser y Wu (1998). Estos autores destacaron que de los especímenes referidos, 13860 es el candidato más adecuado para ser considerado un espécimen de *Opisthias*. Todos los demás tienen alguna incompatibilidad relacionada al tamaño y al desgaste relativo de las piezas, especialmente en el maxilar, y podrían entonces representar distintas especies, punto de vista que es apoyado aquí, pero se requiere más estudio sobre esos materiales. Es de notar que tanto 13860 como 15994 presentan un palatino pequeño y recto, lo que permite considerarlos eupropalinales.

**Comentarios:** La sinonimia de *Homoeosaurus* y *Kallimodon* con *Opisthias*, sugerida por Fraser (1988) no es aquí considerada válida. De este modo, las únicas unidades

proveedoras de restos de *Opisthias* son, hasta ahora, la Formación Morrison y la Purbeck Limestone. Tal vez puedan considerarse válidos también los hallazgos de Reynoso en la Formación La Boca, México.

Como diferencias con las otras formas, *Opisthias* presenta una proyección ventral de la sínfisis (levemente desarrollada en *Pamizinsaurus* y bien desarrollada en los eilenodontinos), el margen ventral del dentario recto (como en *Cynosphenodon*), mientras que en *Sphenodon* describe una ligera curva convexa, que se hace máxima bajo el proceso coronoideo y alrededor del último diente; dientes triangulares robustos continuos con rebordes dentales protegiendo los flancos del diente precedente.

La imbricación de los dientes, no tan densa como en los eilenodontinos, así como la forma de la dentición, cuadrangular, relaciona a *Opisthias* cercanamente con los eilenodontinos más que con los esfenodontinos. Claramente corresponden a una radiación dietaria diferente. Mientras los esfenodontinos son claramente animalívoros, especializados en insectos pero no desechando vertebrados, los opistodontes basales deben haber poseído una dieta omnívora.



Figura 42. *Opisthias* taxón 3, dentición en vista oclusal. Escala: 2 mm.

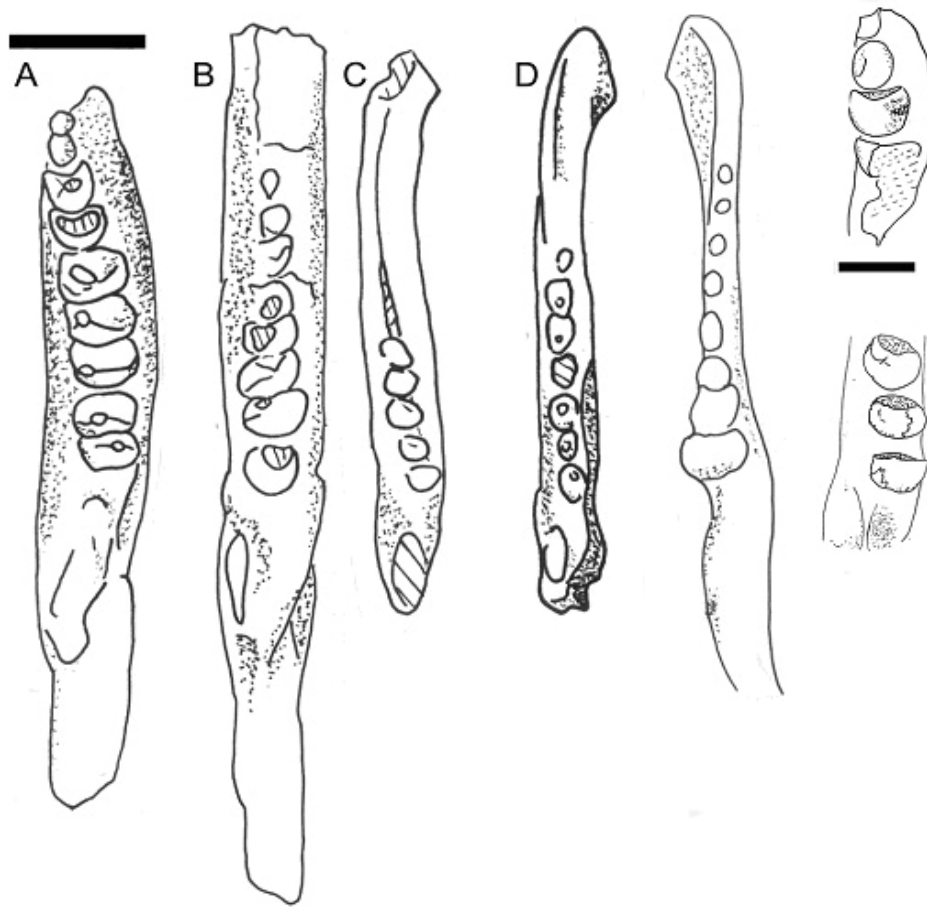


Figura 43. Mandíbulas en vista oclusal mostrando distintos ejemplares asignados aquí a distintas especies de *Opisthias*. Escala: 5 mm.

#### 6.4.2.2.2. EILENODONTINAE Rasmussen y Callison, 1981

**Definición (nueva):** Esfenodóntidos más cercanamente relacionados a *Toxolophosaurus* y *Kaikaiifilusaurus* que a *Opisthias*.

**Diagnosis modificada:** Tamaño grande (cráneo de 70 a 150 mm); articular con proceso retroarticular muy corto y en forma de uña, curvado dorsalmente y dentario con proceso posterior que llega hasta el extremo posterior de la cavidad glenoidea.

**Otros caracteres de importancia filogenética:** Región periorbital (prefrontales, frontal, postfrontales, postorbital y yugal), en especial los prefrontales profusamente ornamentados (desconocido en *T. claudi*), consecuencia de la fuerte peramorfosis de este taxón; mandíbula alta; generaciones dentarias juveniles ausentes; dientes mandibulares rectangulares (más anchos que largos); dientes mandibulares escuamiformes y de corona baja (menor a 1/5 de la altura mandibular bajo ellos); dientes mandibulares con microestrías sobre el lado posterior; dientes mandibulares con reborde anterolateral mayor que el anteromedial; húmero de epífisis sobredimensionadas en forma de 8; proceso mentoniano pequeño y redondeado; dentario con un proceso coronoideo muy bajo; coronoides bajo y fuera de línea con respecto a la hilera dentaria y región sinfisial completamente edéntula.

**Genero** *Eilenodon* Rasmussen y Callison, 1981.

**Especie tipo:** *Eilenodon robustus*, Rasmussen y Callison, 1981.

**Caracteres diagnósticos:** tamaño craneano adulto mayor a 100 mm; dientes bajos, de poca punta; dentario con su cara externa ornamentada (Foster, 2003) en un patrón dendrítico y articular con cavidad glenoidea amplia y en forma de corazón.

**Comentarios:** Los eilenodontinos, una radiación de opistodontes gigantes (Apesteguía, 2002c), han sido registrados principalmente en rocas del Jurásico Superior al Cretácico Superior de Norte y Sudamérica, perteneciendo a las formaciones Morrison, Kootenai y Candeleros respectivamente. El grupo está compuesto hasta ahora por tres géneros: *Eilenodon*, *Toxolophosaurus* y *Kaikiafilusaurus*, los dos primeros (y más antiguos) de Norteamérica. La distribución de *Kaikiafilusaurus* en Sudamérica, sin embargo, no evidencia un contacto interamericano Cretácico, sino un relictos de una amplia distribución jurásica.

Los tres eilenodontinos comparten los siguientes estados derivados: Dientes mas anchos que largos, coronas bajas (altura de cada diente menor a 1/5 de la altura de la mandíbula, aun en dientes no desgastados), prefrontales robustos, ausencia de caniniformes, gran tamaño (cráneo no menor a 50 mm), proceso retroarticular corto, concavidad postorbital, proceso posterior del dentario llega a la altura de la cavidad glenoidea.

*Eilenodon robustus*, Rasmussen y Callison, 1981

**Diagnosis.** La misma que el género por monotipia

**Holotipo.** LACM 120462, dos hemimandíbulas incompletas.

**Material referido:** LACM 115729, 115733, 115735, 115746, 120467, 120468, 120472, 120474, 120475, 120519, NCN9 (ver tabla en Materiales),

**Localidad y horizonte.** Localidad 4684, Miembro Brushy Basin de la Formación Morrison en Fruita (Colorado, EEUU), Jurásico Superior.

### Descripción:

Si bien relativamente alta y definitivamente maciza, la mandíbula de *Eilenodon* ha sido descrita como particularmente alta. Sin embargo, este carácter no es completamente confiable, ya que los eilenodontinos muestran una especialización dental que incluye una notable reducción en la altura de cada diente, lo que crea la falsa impresión de una gran altura mandibular en fragmentos incompletos. Las altas y robustas mandíbulas de los eilenodontinos fueron consideradas como el soporte más fuerte para su proclamado herbivorismo. Sin embargo, no es una suposición exenta de problemas (ver más adelante).

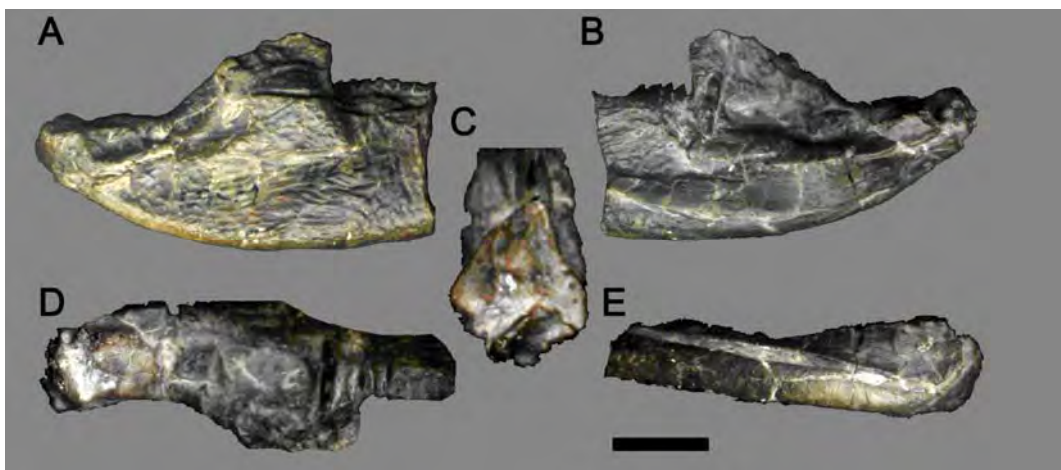


Figura 44. *Eilenodon robustus*, holotipo, en vista lateral (A), medial (B), detalle de la zona glenoidea (C), vista oclusal (D) y ventral (E). Nótese en A, B y E cómo el proceso posterior del dentario alcanza la altura de la cavidad glenoidea. Escala: 10 mm.

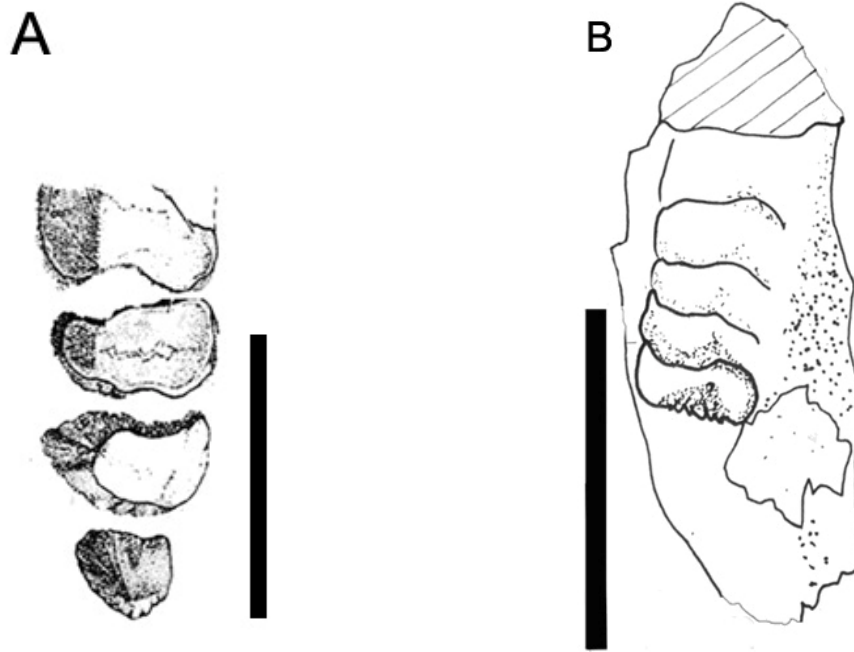


Figura 45. *Eilenodon robustus*, vista de la dentición del holotipo (LACM 120462) en vista oclusal (izquierda) y LACM 115735 (derecha); mandíbula en vista dorsal mostrando detalles de la dentición. Nótese el fuerte empaquetado de los dientes, su asimetría, el reborde que abraza por un lado al diente precedente y el estriado posterior, así como la forma de semilla de uva del diente. Escala: 5 mm (A); 10 mm (B).

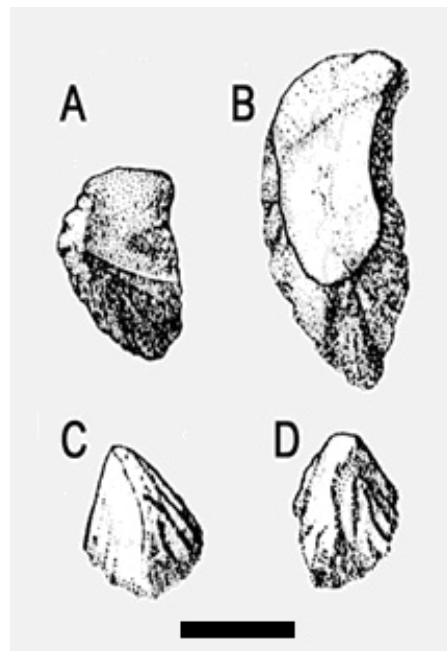


Figura 46. *Eilenodon robustus*, dentición del holotipo según publicación original. A y C, diente adicional 1 (último) en vista dorsal (A) y lateral (C); B y D, diente adicional 3 (desde atrás) en vista dorsal (B) y lateral (D). Nótese el estriado del diente y la asimetría. Escala: 1 mm.

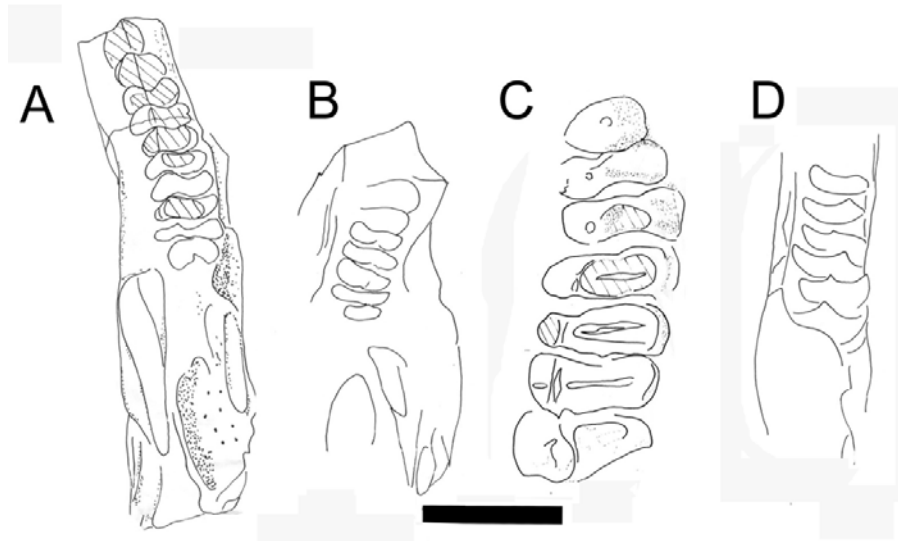


Figura 47. Región posterior de dentarios en vista oclusal. A-C, *Eilenodon robustus* (holotipo); D, *K. avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003) agregado con fines comparativos. Escala: 10 mm (excepto para C, 5 mm).

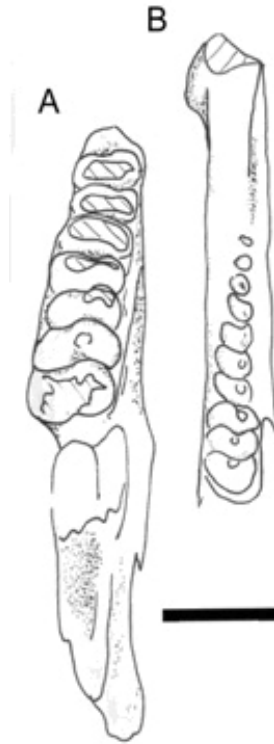


Figura 48. Dentarios en vista oclusal de *Eilenodon robustus*; A, LACM 120474; B, NCN9 (número de campo). Escala: 5 mm.

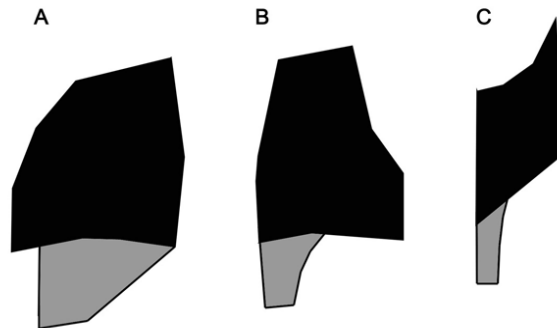


Figura 49. Comparación del contorno de la región glenoidea y el proceso retroarticular en tres esfenodóntidos eupropalinales: *Eilenodon* (A), *Kaikaifilusaurus* (B) y LACM, taxón 4 (C). No a escala.



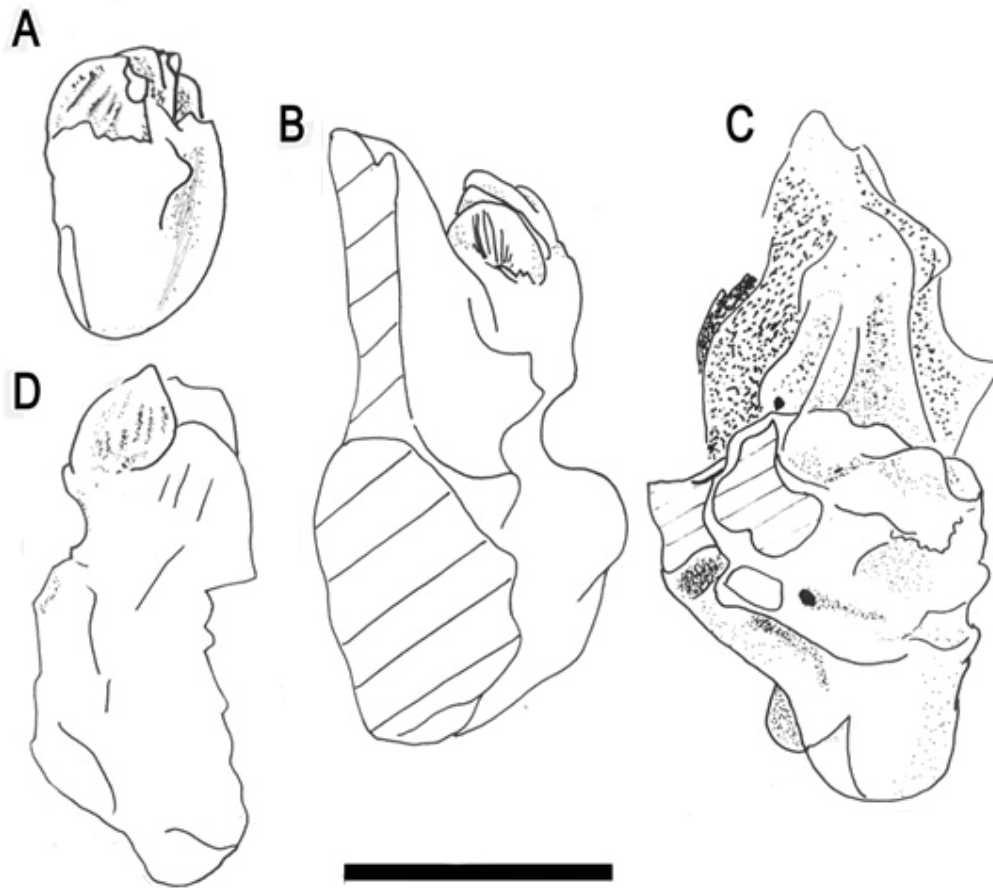


Figura 50. *Eilenodon robustus*, mandíbulas en vista posterior mostrando detalles de la región glenoidea y la dentición. A, LACM 120475; B y C, LACM 120462 (holotipo); D, LACM 115733. Nótese la forma de semilla de uva del diente completo y el estriado posterior característico, así como la disposición excéntrica de la dentición con respecto al eje mandibular. Escala: 10 mm.

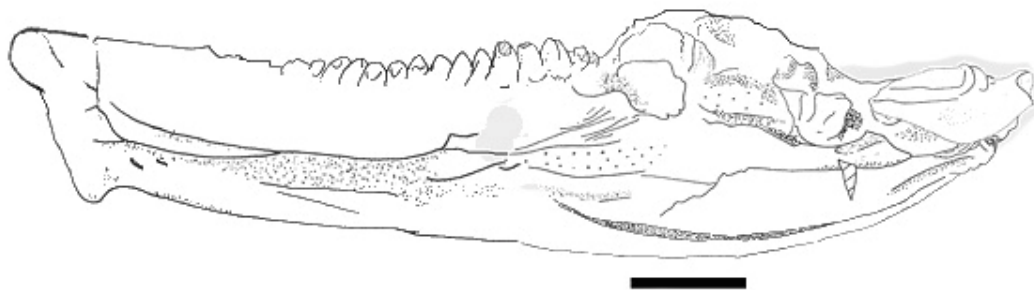


Figura 51. Reconstrucción de la mandíbula de *Eilenodon robustus* en vista medial de acuerdo a la información fragmentaria aquí presentada. Escala: 10 mm.

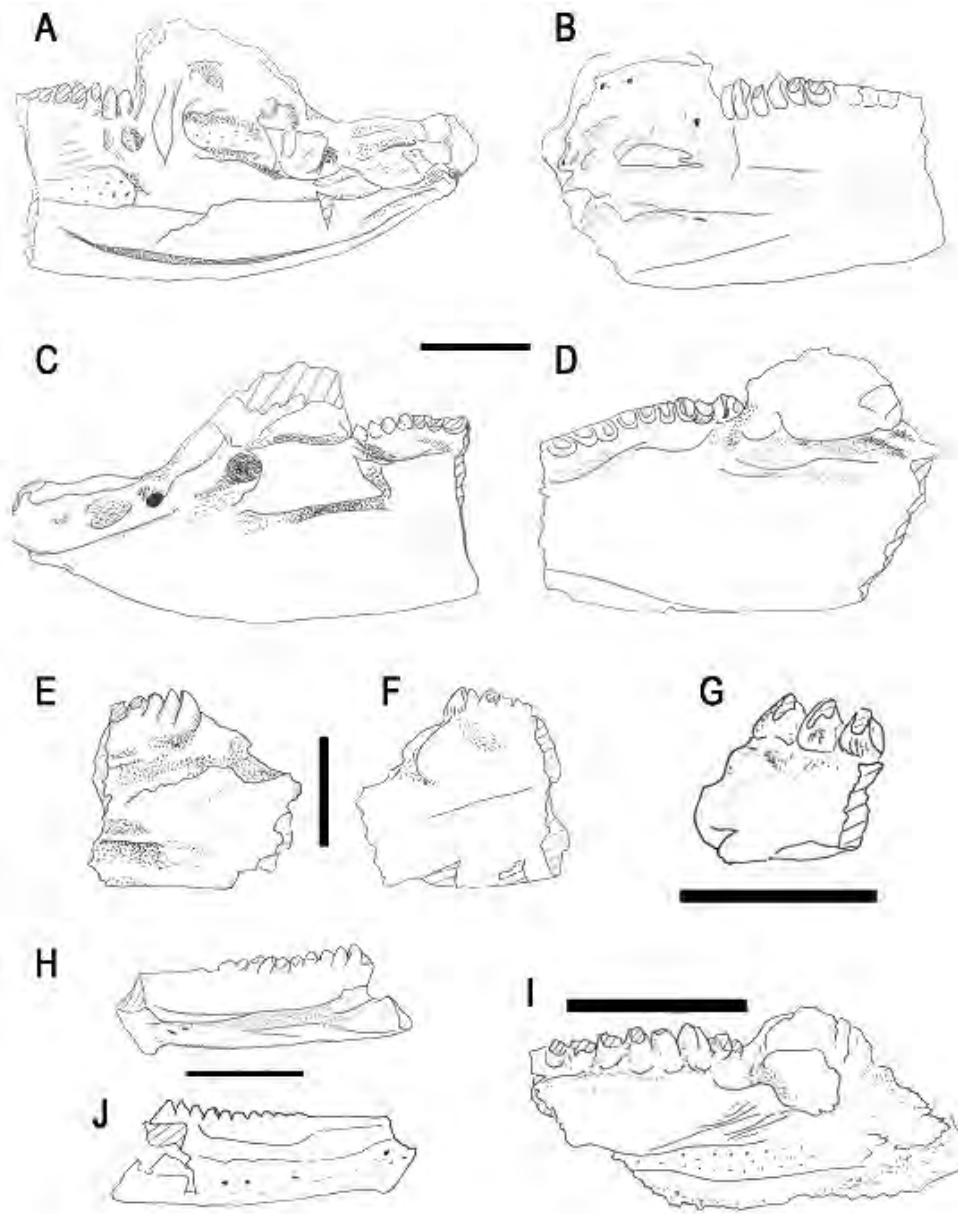


Figura 52. Material mandibular de *Eilenodon robustus* en LACM. A, LACM 120462 (holotipo) en vista medial; B, LACM 120468 (holotipo) en vista medial; C, LACM 120462 (holotipo) en vista lateral; D, LACM 120475 (holotipo) en vista lateral; E y F, LACM 115733 en vista lateral y medial respectivamente; G, material sin número; HyJ, NCN9 (número de campo) en vista medial y lateral respectivamente; I, LACM 120474 en vista medial. Escalas: 10 mm.

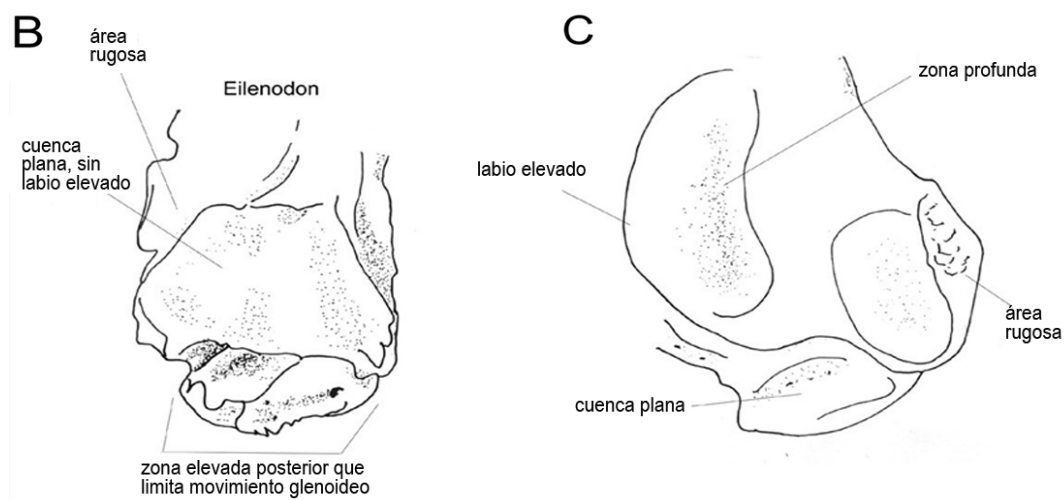


Figura 53. Comparación entre las regiones glenoideas de *Eilenodon robustus* (B) y *K. avelasi* (C).

**Región Periorbital:** Como en el otro eilenodontino de cráneo conocido, *K. avelasi*, *Eilenodon* se caracteriza por una profusa ornamentación craneana, acentuada en la región periorbital, que en el caso de *Eilenodon* ha sido preservada en el prefrontal, frontal, postfrontal y postorbital, aunque es posible que también se hallaran ornamentados el yugal y la región cuspidal del proceso ascendente del maxilar.

El prefrontal, el mejor preservado, es grande, arqueado y de forma alargada. Se encuentra profusamente ornamentado, de un modo sólo comparable a otros eilenodontinos.

El postorbital (número de campo Rh2 JMC 79-2) es grande y presenta parte de la concavidad de la fenestra supratemporal, parte del borde orbital y el contacto con el postfrontal. Lamentablemente no se ha preservado la concavidad postorbital, diagnóstica de los eilenodontinos, y tal vez de los opistodontes.

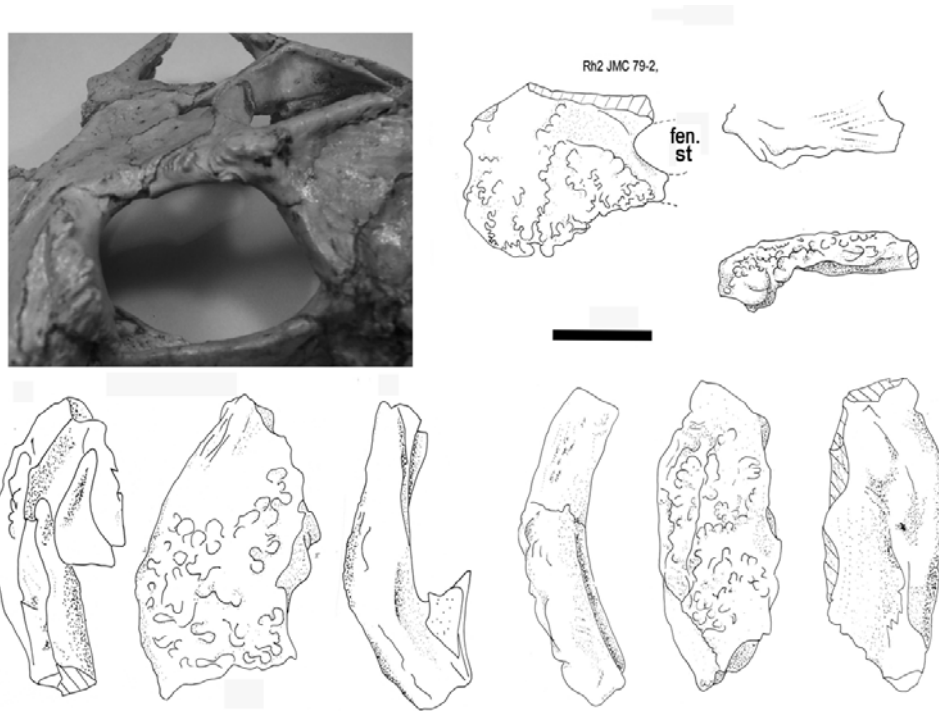


Figura 54. Región periorbital (prefrontales, frontales, postfrontales y postorbital) de *K. avelasi* (arriba, izquierda) y de *Eilenodon robustus*. Escala: 5 mm.

**Maxilar:** del maxilar de *Eilenodon* sólo se ha preservado la parte media a anterior de un solo espécimen. Su asignación a *Eilenodon* se basa en la dentición, que es tres veces más ancha que anteroposterior y densamente empaquetada. Sin embargo, no presenta estriado. La parte anterior es parcialmente edéntula y en el lado medial se aprecia parte de la faceta palatina.

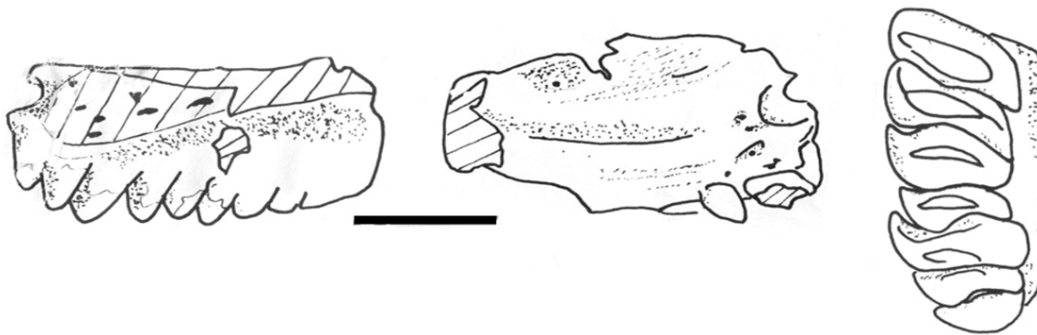


Figura 55. Maxilar de *Eilenodon robustus* en vista lateral (izquierda), medial (centro) y oclusal (derecha). Escala: 5 mm.

**Palatino:** Se han hallado varios palatinos de *Eilenodon*. El extremo anterior es triangular como en *Kaikaifilusaurus*, pero más alto, por lo que es posible que el cráneo de *Eilenodon* haya sido algo más compacto y corto que el del taxón patagónico.

La dentición es característica y bien compacta como la del maxilar. El ejemplar LACM 120519 muestra en vista oclusal (Figura 56, B) cómo se amplía posteriormente. En su parte rostral, el palatino LACM 115735 muestra en corte una profusa vascularización paralela, que presenta también el palatino de *K. avelasi*, en zonas cortadas naturalmente

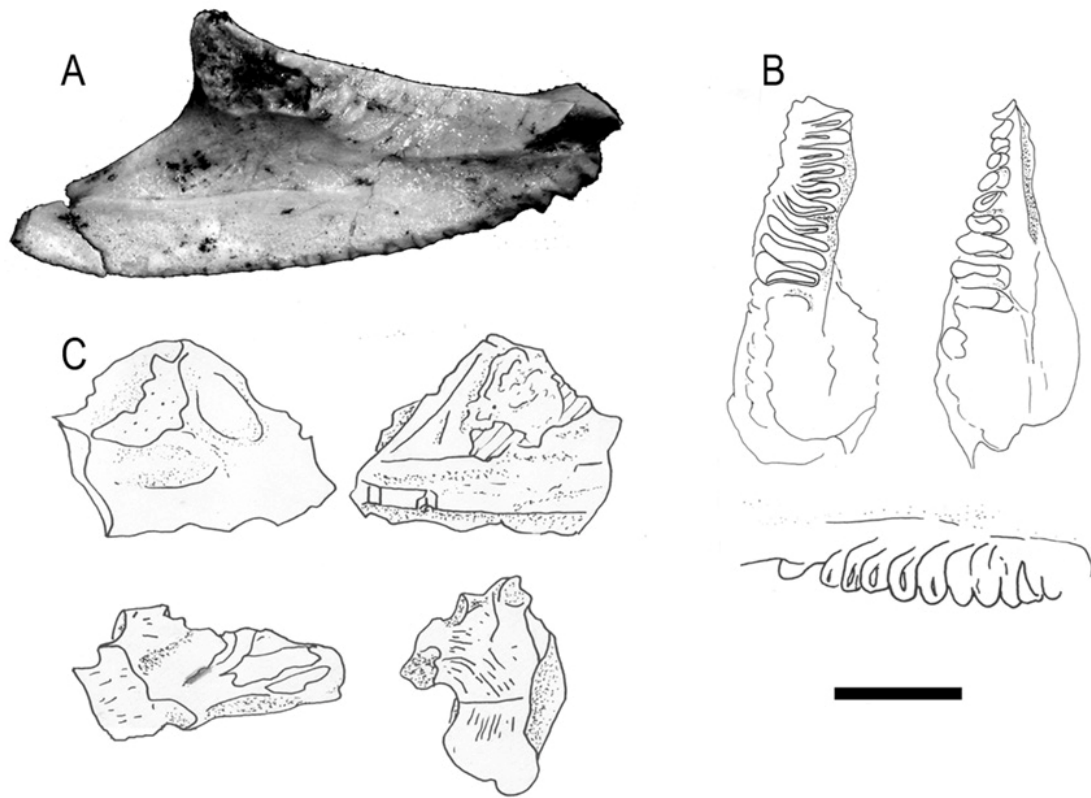


Figura 56. A, palatino de *K. avelasi* como comparación; B, palatino de *Eilenodon robustus* (LACM 120519) en vista oclusal (izquierda), medial (derecha) y lateral (abajo); C, parte rostral del palatino de *Eilenodon robustus* (LACM 115735) en cuatro vistas. Nótese en la última vista la profusa vascularización paralela, que presenta también el palatino de *K. avelasi*. Escala: 5 mm.

**Basicráneo:** Sólo un fragmento de basicráneo se ha preservado. Está formado por el basioccipital, basiesfenoides y la base del paraesfenoides. El límite entre los primeros es evidente aún en adultos como un fino surco horizontal.

El paraesfenoides tiene una base robusta como en *K. avelasi*. De los procesos basipterigoideos, sólo se han preservado las bases, situados a los lados de la base del paraesfenoides, dejando entre ellos dos concavidades precisas, presuntamente los forámenes de salida de las carótidas internas, que atraviesan el límite entre el basiesfenoides y paraesfenoides.

Por otro lado, dado que los supuestos forámenes para las carótidas internas se hallan demasiado cerca de los tubérculos basioccipitales, es posible que las concavidades referidas y el paraesfenoides no sean lo mencionado sino sendas cuencas craneanas y su cresta divisoria, pero más comparaciones son necesarias para resolverlo.

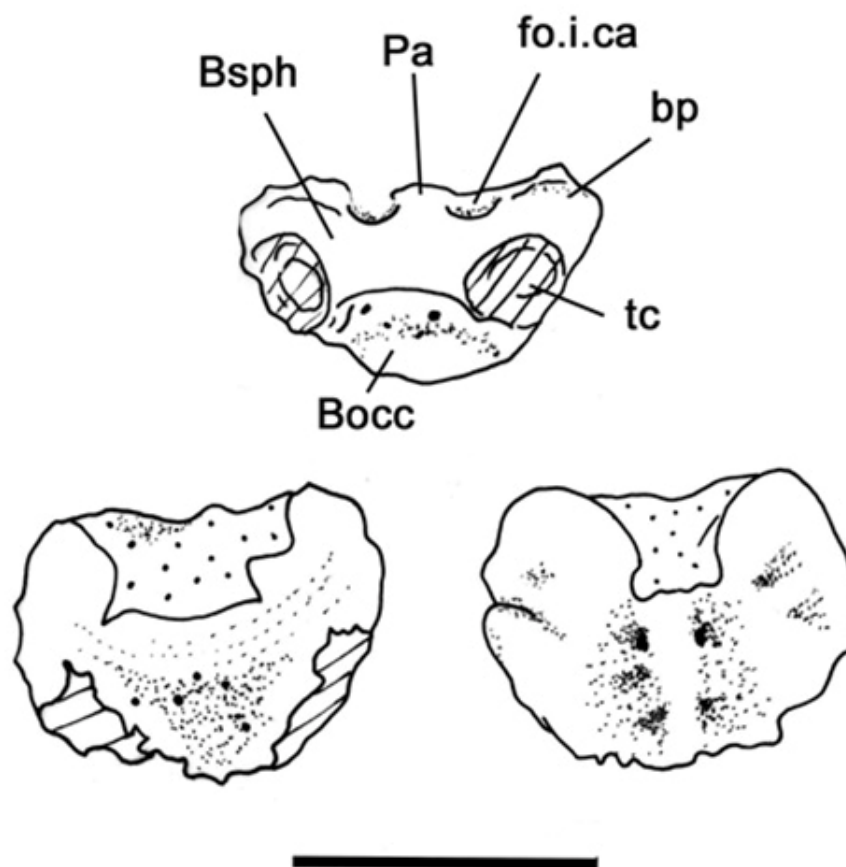


Figura 57. Basicráneo de *Eilenodon robustus* mostrando el basiesfenoides y basioccipital. Escala: 5 mm.



Figura 58. Reconstrucción del cráneo y mandíbula de *Eilenodon robustus* de acuerdo a la información disponible. Nótese el desarrollo del yugal, reconstruido como intermedio con el de *K. avelasi* y la profusa ornamentación periorbital. Escala: 10 mm.

**Vértebras:** Las vértebras de *Eilenodon* son grandes y robustas como las de *Kaikaiifilusaurus*. Como en otros esfenodóntidos, los centros son anficélicos y cilíndricos, con espinas neurales bajas y amplias.

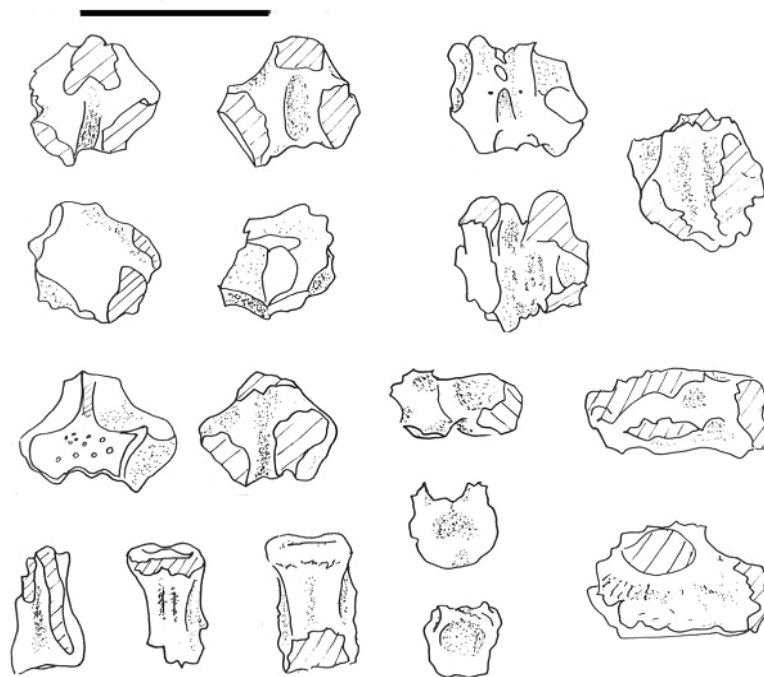


Figura 59. *Eilenodon robustus* (LACM 115735), vértebras. Escala: 10 mm.



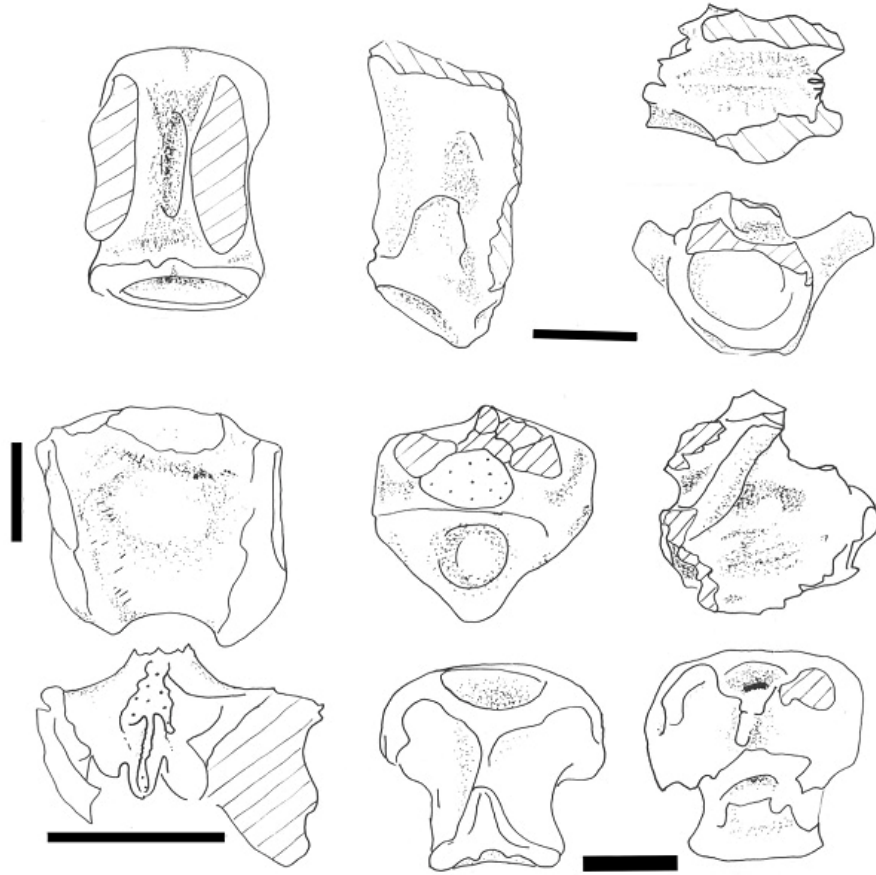


Figura 60. *Eilenodon robustus* (LACM 115735), vértebras caudales. Escalas: 5 mm.



Figura 61. *Eilenodon robustus* (LACM 115729), cuerpo vertebral. Escala: 10 mm.



### 6.4.2.3. SPHENODONTINAE Nopcsa, 1928

**Definición:** Esfenodóntidos más cercanamente relacionados a *Sphenodon* y *Cynosphenodon* que a *Opisthias*.

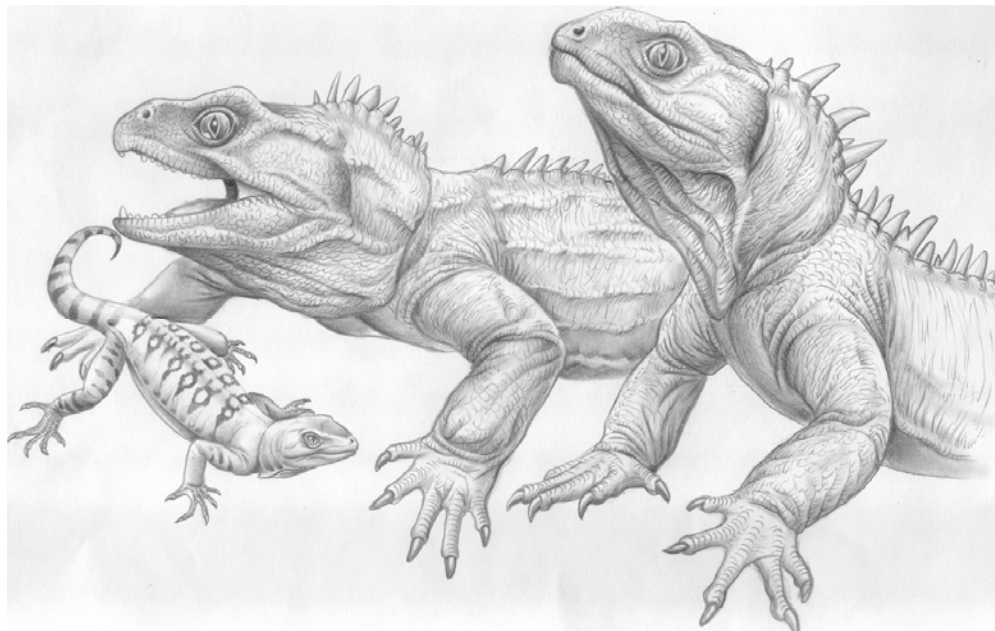


Figura 62. *Zapatadon ejidoensis*, *Sphenodon punctatus* y *Cynosphenodon huizachalensis*, en ilustración de J.A. González.

**Diagnosis modificada:** Índice región anteorbitaria / largo craneano entre  $1/3$  y  $1/4$  (25-33% de Sues); Índice fenestra infratemporal / largo craneano mayor a  $1/4$ ; pterigoides con la región central entre las 3 ramas del hueso elongada (esta parte, desde el receso articular para el palatino hasta el proceso ventral que estrecha posteriormente la ventana interpterigoidea, muestra una longitud equivalente a dos veces el ancho mínimo entre ambos pterigoides); foramen Q-QY agrandado; Q-QY con emarginación o concavidad posterior ("conch") reducida (1) y dientes maxilares posteriores con rebordes posteromediales pequeños en al menos un diente. Aunque para Reynoso la reducción de la concavidad posterior del cuadrado resulta autapomórfica de *Sphenodon* y no informativa; el análisis aquí desarrollado ha seguido el criterio de Apesteguía y Novas (2003).

**Otros caracteres de importancia filogenética:** Tamaño craneano adulto menor a 60 mm; dientes mandibulares comprimidos labiolingualmente; dientes mandibulares sin

rebordes importantes; dientes mandibulares espaciados pero sin dejar diastemas repetidas; dientes caniniformes simples o dobles en maxilares y dentarios; mandíbula baja y grácil; palatino con primer diente hipertrofiado (empalador); cada premaxilar con 2-3 dientes; dientes premaxilares pueden formar pico cuadrado en cincel; postfrontales bien desarrollados, casi tan importantes como los prefrontales; contacto triple entre prefrontales, frontales y nasales con prolongación anterior de los frontales extendida hasta la mitad de los prefrontales; cuenca sobre la superficie dorsal del postorbital; cavidad interpterigoidea de un tamaño similar al resto de paladar que queda ante ella y segunda vértebra sacra sin proceso posterior.



Figura 63. Regiones sinfisiales de varios esfenodontinos en vista medial. A, *Cynosphenodon huizachalensis*; B, *Sphenovipera jimmysjoyi*; C, *Godavarisaurus lateefi*; D, esfenodontino de Kirtlington. No a escala.

**Genero** *Theretairus* Simpson, 1926

**Especie tipo:** *Theretairus antiquus* Simpson, 1926

**Diagnosis modificada:** Tamaño craneano adulto no mayor a 30 mm; espolón sinfisial pequeño y caniniformes dobles.

*Theretairus antiquus* Simpson, 1926

**Diagnosis.** La misma que el género por monotipia

**Holotipo.** YPM 13764, una hemimandíbula incompleta.

**Localidad y horizonte.** Quarry 9, Miembro Brushy Basin de la Formación Morrison en Fruita (Colorado, EEUU), Titoniano (Jurásico Superior).

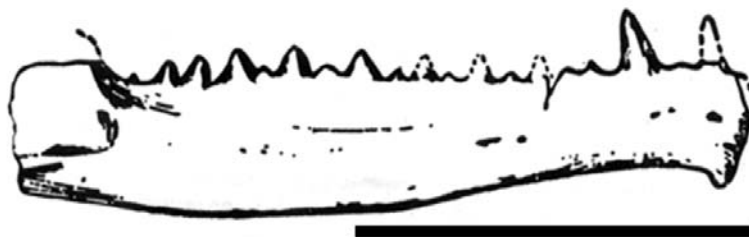


Fig 64. *Theretairus antiquus*. Mandíbula derecha en vista lateral. Tomado de Simpson (1926). Escala: 5 mm.

**Descripción:** *Theretairus* se caracteriza por su pequeño tamaño (cráneo adulto cercano estimado en 15 mm), con una mandíbula muy baja y un dentario extenso, de borde ventral sinuoso y punto de mayor profundidad sobre el tercio posterior pero no bajo la región coronoidea.

*Theretairus* presenta una sínfisis mandibular de borde abrupto y un muy leve proceso mentoniano. La dentición es alternada, lo que puede representar su carácter juvenil.

Se ha considerado que *Theretairus* presenta dos caniniformes, en virtud de lo que parece ser la base de un caniniforme en posición inmediatamente postsinfisial. Sin embargo, no es la posición habitual para caniniformes, excepto en el ejemplar VPL/JU/KR2, un dentario izquierdo juvenil de *Rebbanasaurus jaini* (Evans *et al.*, 2001, Figura 5) y en el esfenodontino de Kirtlington BMNH R 12151 (Evans, 1992, Figura 1), donde se observa por delante del caniniforme un diente de base amplia que difiere del mismo.

Si *Theretairus* tiene efectivamente dos caniniformes, tal como lo afirmaron Simpson (1926) y Hoffstetter (1953), quedaría plenamente justificada su agrupación con *Sphenovipera* y el material de Cerro Cóndor.

De presentar sólo un caniniforme, entonces sería un esfenodontino típico, relacionable a *Sphenodon* y podría incluso su holotipo estar constituido por un ejemplar juvenil, tal como lo propusiera Hoffstetter (1953), pero no de *Opisthias rarus*, sino del taxón innominado 4. De todos, modos, considerando el gran tamaño de su indiscutible caniniforme posterior, es muy difícil que se trate de un juvenil lo que, en consonancia con la evidencia para el material de Cerro Cóndor y tal vez también para el taxón

innominado 4, permiten sugerir que al menos en algunos taxones de esfenodontinos, la dentición alternada se mantendría en adultos.

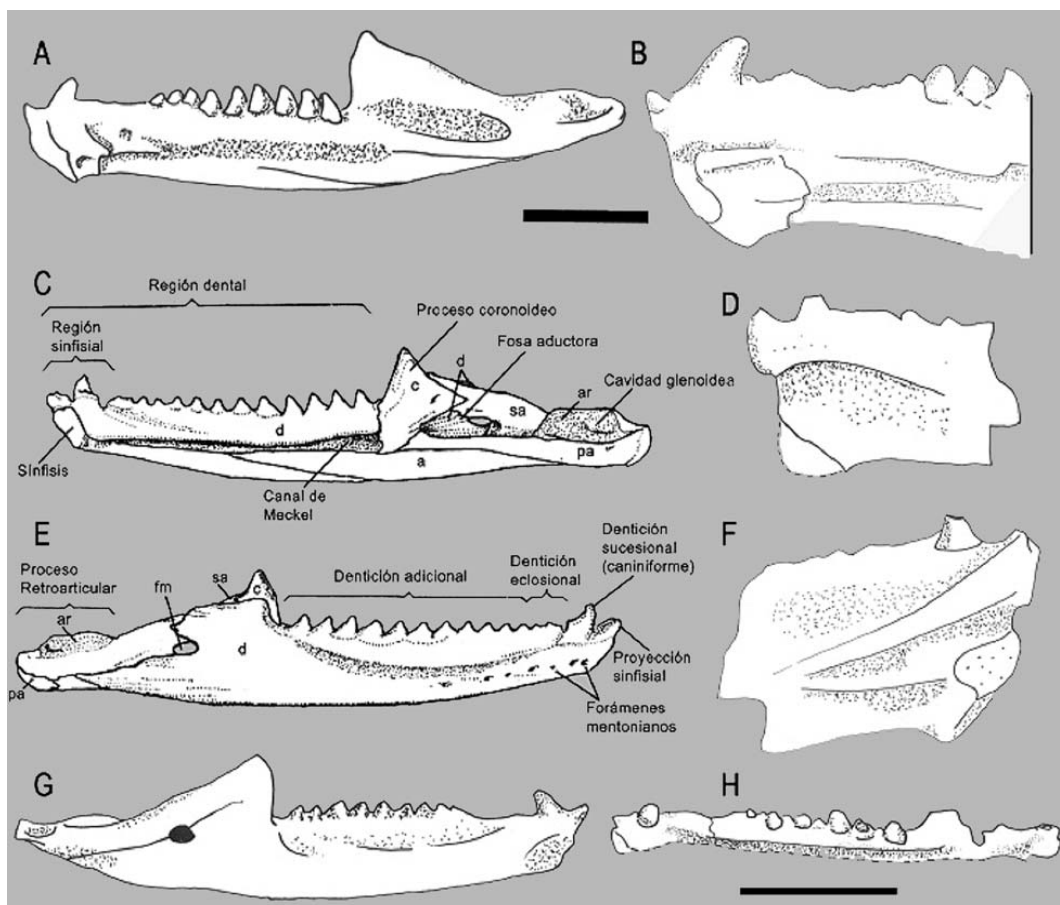


Figura 65. Esfenodontinos. A, 135531 C, taxón 4 en vista medial; B, ampliación de la región sinfisial del mismo; C, *Sphenodon punctatus* en vista medial; D, sínfisis de LACM 135516 en vista lateral, nótese las bases del espolon sinfisial y del caniniforme, así como el proceso mentoniano; E, *Sphenodon punctatus* en vista lateral; F, G, H, LACM 120469, taxón 4 juvenil en vista medial. Escalas: 5 mm.

#### Taxón innominado 4

**Caracteres diagnósticos:** Tamaño craneano adulto de entre 30 y 40 mm; mandíbula alta, de más de 3 veces la altura de los dientes que porta; proceso posterior del dentario extendido hasta la mitad de la fosa glenoida; espolón sinfisial no puntiagudo; ausencia de proceso mentoniano; caniniforme simple robusto retrógiro; dentición adulta alternada;

diastema postcaniniforme extensa y foramen mandibular ubicado a media distancia entre el inicio del proceso coronoideo y el proceso retroarticular.

**Material:** LACM 135531 C, una hemimandíbula con 9 dientes adicionales y un caniniforme anterior; LACM 120469, mandíbula juvenil sin la parte ventral, con dentición alternada y caniniformes; LACM 135516, A) mandíbula incompleta, con la zona coronoidea, 7 dientes adicionales. B) LACM 92030B (probablemente número de campo), mandíbula incompleta, zona sinfisial con caniniforme anterior; c) fragmento maxilar con caniniforme; D) fragmento maxilar con proceso posterior.

**Localidad y horizonte.** FPA, Tom's place (5573), Mesa Co., (30N 5E 6D). Colectado por Mary Gosule (1987).



Figura 66. *Taxón 4*. LACM 135531 C, vista medial y LACM 12046. Escala: 10 mm (A); 5 mm (B).



Figura 67. *Taxón 4*, dibujo de la mandíbula derecha en vista ventral. Escala: 5 mm.

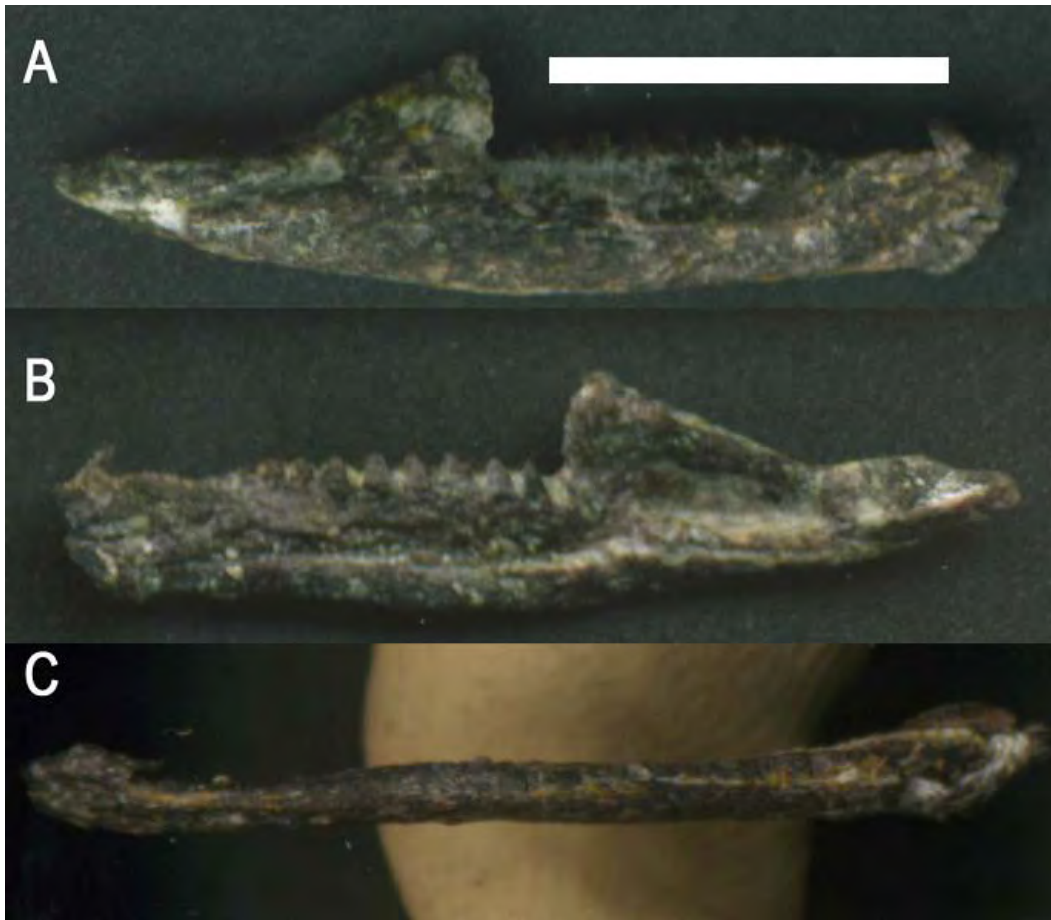


Figura 68. Taxón 4, mandíbula derecha en vista lateral (A), medial (B) y ventral (C). La vista ventral se ha ampliado un poco más que las otras. Escala: 10 mm.

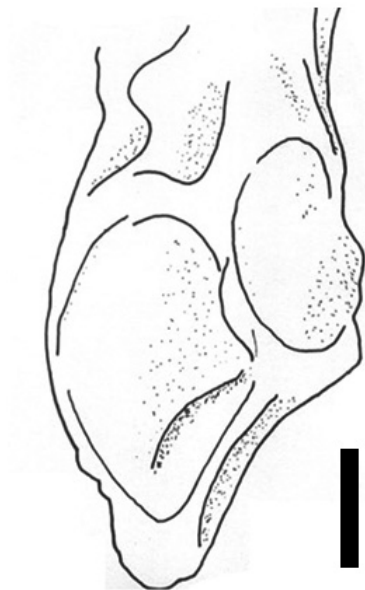


Figura 69. Taxón 4. Detalle de la región glenoidea en vista dorsal. Escala: 1mm.

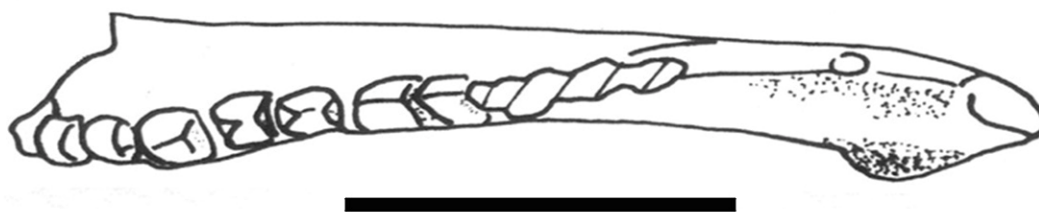


Figura 70. LACM 92030B (probablemente número de campo) mostrando la dentición adicional a dos aguas, labiolingualmente comprimida típica de los esfenodontinos, así como el sucesional caniniforme que no ha sido desgastado como los demás. Escala: 5 mm.

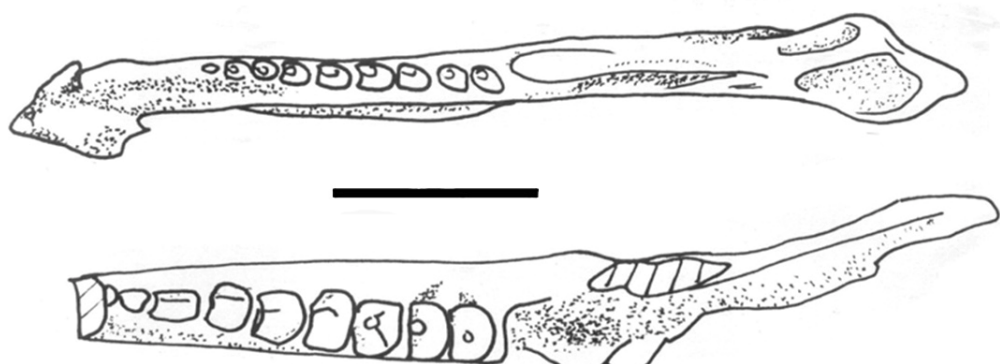


Figura 71. Taxón 4, LACM 135531 (arriba) y LACM 92030C (probablemente número de campo) mostrando los mismos caracteres típicos de esfenodontinos y un gran caniniforme. Escala: 5 mm.

Del material referido, LACM 120469, con 11 mm de longitud, tiene ya el caniniforme desarrollado y dentición alternada, esto último quizás debido a su estado juvenil. LACM 135531, por otro lado, mandíbula asociada a los craneos, provee de abundante información pero no es posible al presente asignarla a los cráneos. LACM 135516, entretanto, representa una cantidad de materiales que incluyen un fragmento de maxilar con caniniforme y uno con el proceso posterior, así como dos mandíbulas incompletas, una con su zona coronoidea y siete dientes adicionales y otra con la zona sinfisial portando un caniniforme. El último material no proviene del mismo lugar que los cráneos, sino de una localidad vecina, Little Blue (loc. 5574), Mesa County, Colorado, colectado también en 1987.

#### 6.4.2.4. Eupropalinales indeterminados

Tras la publicación original de *Opisthias rarus* (Simpson, 1926), que incluía un maxilar asociado, varios especímenes adicionales fueron colectados, principalmente en EEUU. Algunos sólo incluían material mandibular, como el material de México (Reynoso, 1992) y la Purbeck Limestone, Gran Bretaña (Evans, 1992). Sin embargo, otro material incluía también elementos craneanos, como el material de Fraser y Wu (1998) colectado en el Dinosaur National Monument (DNM) y el abundante material colectado por Callison y resguardado en las colecciones del LACM. Adicionalmente, un cráneo, un maxilar y un dentario fueron colectados, preparados y exhibidos en el ámbito del DNM y presentados por Internet.

Las afinidades de todos ellos son dudosas, tal vez por su estadio juvenil, por lo que son discutidos a continuación. Su utilidad en la comparación con los materiales del Cretácico de Argentina es notoria ya que muchos de sus caracteres los muestran como esfenodontidos eupropalinales, pero resulta difícil definir su asignación a opistodontes o esfenodontinos.

Los cráneos 1 y 2 del LACM 135531 se hallaron asociados a la mandíbula del esfenodontino taxón 4, proveniente de FPA, Tom's place (5573), Mesa Co, (30N 5E 6D), colectado por Mary Gosule en 1987. Es posible entonces que ambos cráneos correspondan a un esfenodontino distinto de *Theretairus*.

**Cráneo 1 (LACM 135531 A):** El cráneo es amplio aunque está algo aplastado. En vista dorsal (C) se aprecian amplios prefrontales en forma de media luna, intermedios en aspecto entre los de *Sphenodon* y los de *Kaikiaifilusaurus*; aunque difieren de los eilenodontinos en no poseerlos ornamentados.

El contacto entre nasales y frontales se da mediante una importante prolongación de los últimos: A partir del punto triple de contacto entre prefrontal, frontal y nasal se da en algunos linajes, como en los eilenodontinos, una línea de contacto transversal al eje mayor del cráneo. En cráneo 1 los frontales penetran sobre la línea media hasta casi la altura de la mitad de la extensión de los prefrontales, lo que es característico de los esfenodontinos y se presenta someramente también en algunos clevosaurios.

La forma de los frontales, ensanchándose posteriormente es similar a la de *K. avelasi* y difiere de los frontales de *Sphenodon* cuyos márgenes son bastante paralelos a lo largo de todo su recorrido, a expensas de postfrontales bien desarrollados, de los que



carecen los eilenodontinos. Una característica que permite incluir a cráneo 1 entre el grupo corona Eupropalinalia es la extensión de una delgada rama del parietal que se dirige anterolateralmente limitando por detrás al frontal y llegando a contactar al postfrontal. En formas más basales, el parietal no emite ramas tan notorias.

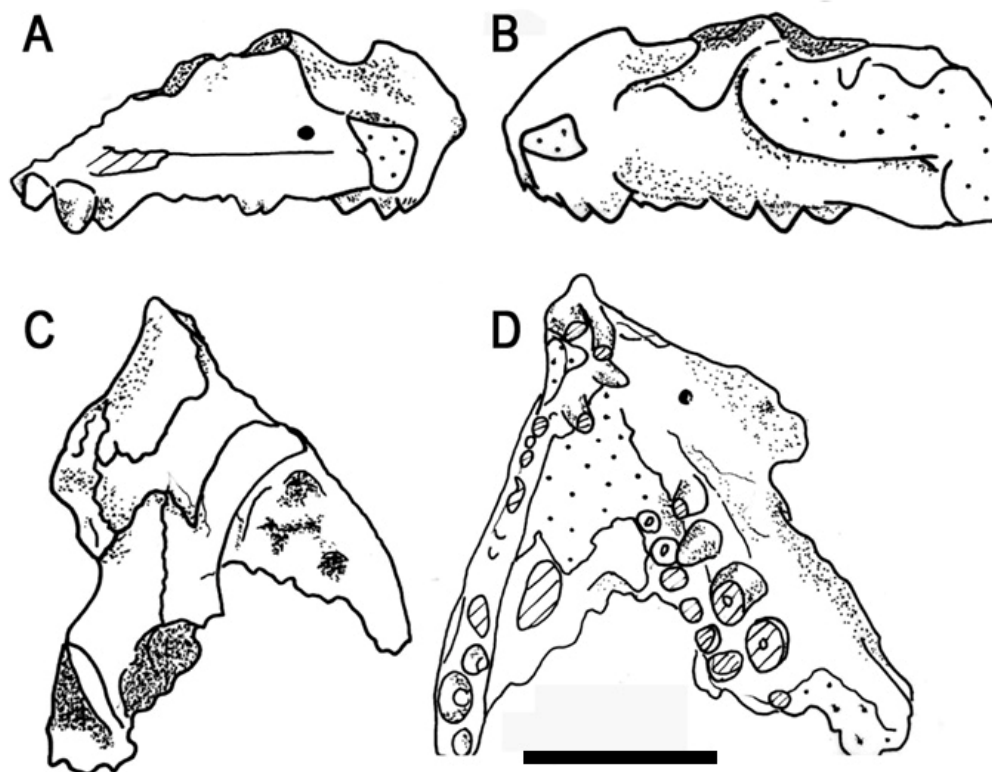


Figura 72. Cráneo 1 (LACM 135531 A) en vista lateral derecha (A), lateral izquierda (B), dorsal (C) y ventral (D). Escala: 5 mm.

En el presente material no llega a apreciarse si el premaxilar emite una rama maxilar excluyendo a ese hueso del borde narial, pero es posible que haya sido así. Los nasales se encuentran muy abultados como en los eilenodontinos. En vista ventral, se aprecia la condición eupropalinal de los palatinos que siguen a los maxilares en forma paralela a lo largo de todo el recorrido. Presentan seis dientes.

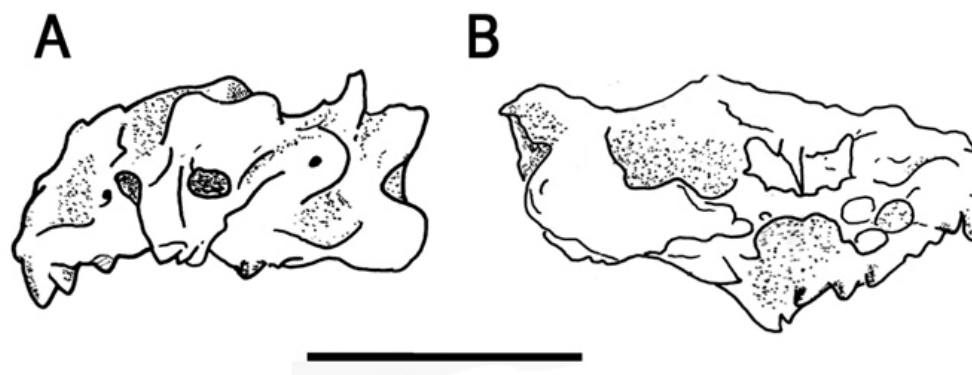


Figura 73. Cráneo 1 (LACM 135531 A) en vista anterior (A) y posterior (B). Escala: 10 mm.

Con respecto a la dentición, se observan tres dientes en cada premaxilar, fuertemente estriados, seguidos por una línea de dientes pequeños de los cuales en el lado derecho destacan dos (¿caniniformes sucesionales?) y finalmente una serie de cuatro adicionales cónicos desprovistos de estrías ni rebordes.

La cámara nasal se encuentra bien abultada como en eilenodontinos. Con los caracteres mencionados más el largo del cráneo, de unos 15 mm, es evidente que se trata de un espécimen juvenil y que probablemente se trate de un esfenodontino.

**Cráneo 2 (LACM 135531 B):** El cráneo 2 está comprimido lateralmente. En vista dorsal (C) los prefrontales se aprecian poco pero es notoria su extensión posterior, alcanzando con facilidad la mitad del frontal y, si bien no se hallan bien preservados, es posible que casi hubieran contactado los postfrontales reduciendo la participación de los frontales del margen orbital; no se aprecia ornamentación en ellos. El contacto entre nasales y frontales parece ser en “M” en lugar de en “W”, pero esto parece deberse a la preservación; de todos modos, es más semejante al contacto casi recto de *K. avelasi* que al de *Sphenodon*.

Los frontales no se ensanchan posteriormente, tal como se da en *Sphenodon* y, si bien los márgenes no se han preservado bien, el estado se evidencia en la parte posterior derecha, donde se aprecia el contacto con el postfrontal, huesos que se hallan excluidos del borde de la fenestra supratemporal, difiriendo así de todos los esfenodóntidos excepto *Kaikiaifilusaurus*. Lo raro de este carácter lleva a pensar que en cráneo 2 podría ser debido a un problema preservacional.

No han podido apreciarse los parietales, aunque si deducirse una parte pequeña sobre el borde anterior de la fenestra supratemporal. El cráneo 2, en especial en su vista derecha, muestra con claridad una rama maxilar del premaxilar que excluyen a ese hueso del borde narial.

Los maxilares, debido a lo asimétrico de la preservación, parecen diferir entre un lado y otro. Así, el lado derecho presenta un proceso anterior muy leve mientras que en el izquierdo se encuentra pronunciado, por lo que puede darse el último caso como válido. Si bien el proceso ascendente del maxilar no es bajo, el hueso es sin duda más largo que alto.

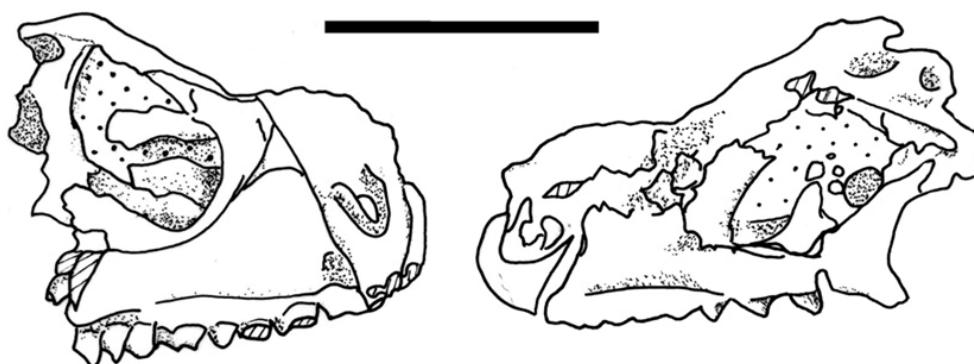


Figura 74. Cráneo 2 (LACM 135531 B) en vista lateral derecha (izquierda) y lateral izquierda (derecha). Escala: 5 mm.

El postorbital está bien desarrollado y forma buena parte del borde de la fenestra supratemporal aunque su contacto con el parietal no es apreciable. Como en *Sphenodon* y a diferencia de los eilenodontinos, presenta una cuenca postorbital dorsal limitada anteriormente por la cresta postorbital y lateralmente por la cresta epipostorbital, presente tanto en eilenodontinos como en esfenodontinos, por lo que se ha considerado aquí diagnóstica de los eupropalinales, aunque podría ser convergente. La cuenca lateral del postorbital, desarrollada bajo la última cresta y presente también en los eupropalinales, también se halla bien desarrollada.

En vista ventral, el conjunto es muy elocuente. Aunque el lado izquierdo se halla más deteriorado en la vista dorsal, es el mejor preservado en la ventral. No obstante, ambos lados se hallan colapsados y los maxilares se cruzan y se enciman en la parte anterior del cráneo. El único palatino visible se halla en el centro del cráneo y, como carece de curvatura y de desgaste en sus seis dientes por su estado juvenil, no es posible decir a que lado pertenece. Sin embargo, a pesar de la distancia se mantiene paralelo a la

hilera dentaria del maxilar derecho, por lo que es posible que corresponda a ese lado. Entre ellos, obviamente fuera de posición, se encuentra un pterigoides.

El pterigoides resulta importante en la identificación y comparación del presente material, en especial considerando que los cambios ontogenéticos en la dentición impiden realizar una identificación confiable. Si bien por su estado ontogenético presuntamente temprano la cavidad interpterigoidea se ve mayor que en el adulto, la misma es especialmente grande en esfenodontinos, por lo que el presente material podría asignarse a ese clado.

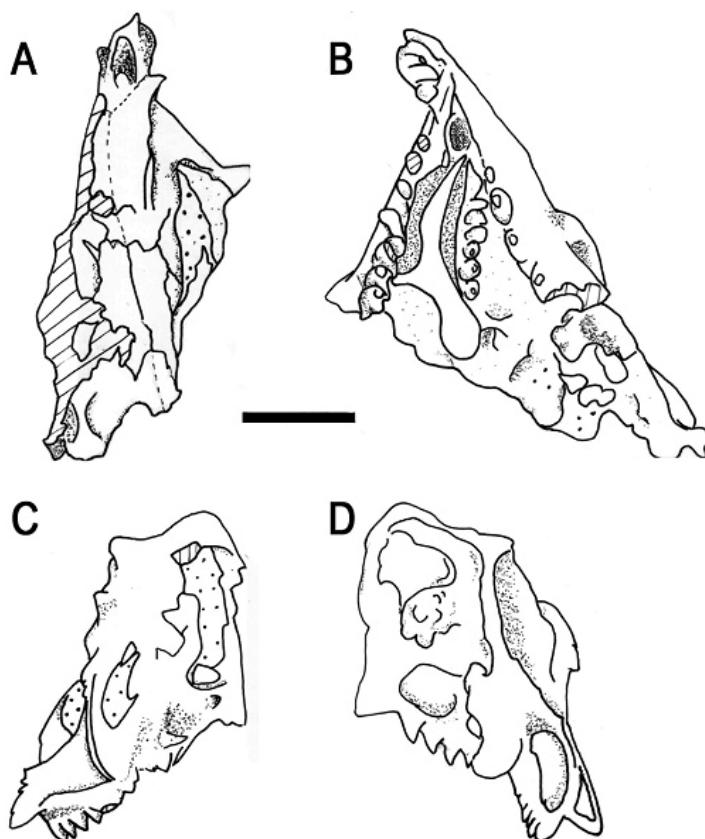


Figura 75. Cráneo 2 (LACM 135531 B) en vista dorsal (A), ventral (B), anterior (C) y posterior (D). Escala: 5 mm.

La dentición premaxilar no se ha preservado bien como para permitir una comparación con el cráneo 1 y no es posible definir la presencia de estrías o caniniformes. Lo cierto es que la dentición adicional está compuesta por elementos cónicos, algo encimados, y con puntas redondeadas y bien definidas, una situación

intermedia entre la dentición de un esfenodontino y un eilenodontino. La cámara nasal parece abultada pero no se ha preservado muy bien.

De los caracteres mencionados más el largo del cráneo, de unos 15 mm, es evidente que se trata de un espécimen juvenil y que probablemente se trate de un esfenodontino.

**Cráneo 3 (DINO 15911):** El material descrito por Fraser y Wu incluye el craneo incompleto DINO 15911, de DNM 400.

Si bien los autores asignan la totalidad del material a *Opisthias rarus*, la comparación con los materiales de la colección del LACM, permite sugerir que DINO 15911, consistente en un premaxilar y maxilar derechos más fragmentos de un pterigoides derecho, prefrontal izquierdo, vomer y maxilar izquierdo, no pertenece a *Opisthias rarus*. De hecho, corresponde a una especie bastante mayor, tal vez un juvenil de *Eilenodon*, lo que es soportado por su gran tamaño a pesar de una dentición juvenil, desarticulación craneana y la forma y denso estriado de los dientes, al ser comparado con los eilenodontinos del LACM. De todos modos, si bien los autores destacan reiteradamente al tamaño del material al realizar sus asignaciones, no proveen de medidas, tablas ni escala en las figuras. Una asignación de este material a *Eilenodon* también sería apresurada ya que, como se muestra debajo, la dentición maxilar de material incuestionable de *Eilenodon* es muy particular.

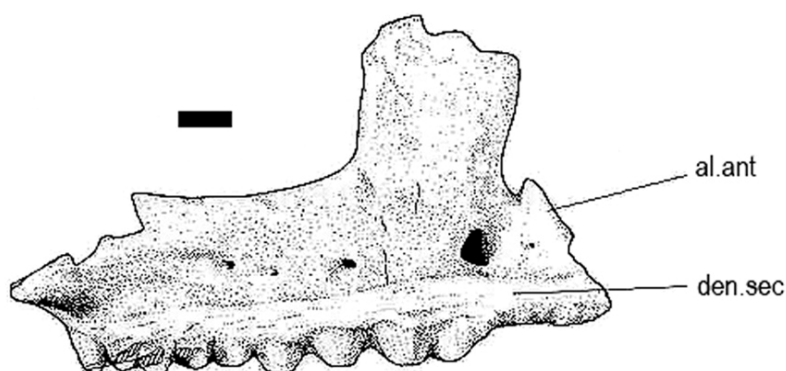


Figura 76. *Sigmalia sigmala* (AUP 11083), del Triásico de Inglaterra, maxilar derecho en vista lateral, con fines comparativos. Escala: 1 mm.

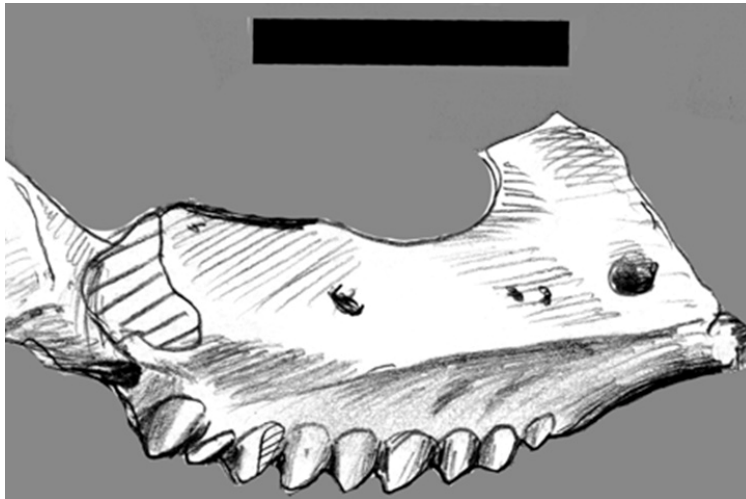


Figura 77. *Kaikaifilusaurus avelasi* (MPCA 301), del Cretácico Superior de Argentina, maxilar derecho en vista lateral, con fines comparativos. Escala: 10 mm.

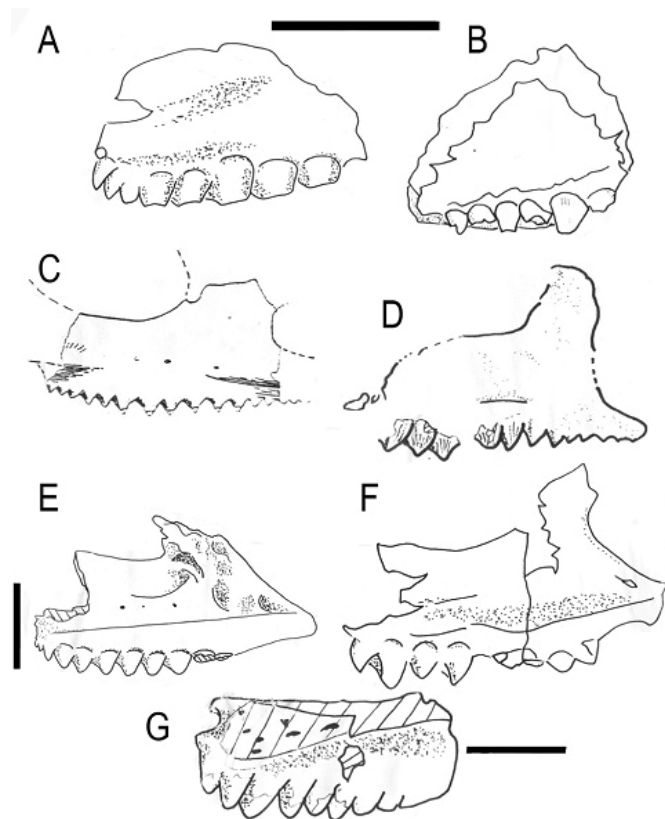


Figura 78. Maxilares de esfenodontidos de la Formación Morrison en vista lateral. A y B, asignados a *Opisthias* cf. *rarus*; C, asignado a *Opisthias rarus* por Simpson (1926); D, DINO 15911, asignado a *Opisthias rarus* por Fraser y Wu (1998); E y F, asignados a *Opisthias* sp; G, asignado aquí a *Eilenodon* cf. *robustus*. Escala: 10 mm (A y B); 5 mm (C, E, F y G). D, sin escala, tomado de Fraser y Wu (1998).

**Cráneo 4 (DINO 16454):** El cráneo está originalmente aplastado. Con el fin de interpretar su morfología se ha efectuado una retrodeformación digital a lo largo de un único eje dorsoventral teniendo en cuenta la forma del cráneo de *Sphenodon*. En vista lateral se aprecia que los prefrontales son amplios pero no ornamentados. La cámara nasal se encuentra abultada y quebrada, por lo que poco puede deducirse, pero los premaxilares ofrecen valiosa información. El proceso nasal es largo y delgado, y parece presentar un proceso maxilar bífido y amplias narinas. Es difícil decir si la rama maxilar del premaxilar excluía a ese hueso del borde narial ya que el límite se halla bastante dañado.

Presenta al menos tres dientes no estriados en los premaxilares, de los cuales el más externo es el mayor. Los siguen, ya sobre el maxilar, dos o tres dientes de buen tamaño, probablemente sucesionales, una serie de cuatro dientes pequeños, tal vez eclosionales, y cinco grandes adicionales cónicos y bien separados de los cuales los medios parecen ser los mayores aparentemente desprovistos de estrías o rebordes.

El maxilar presenta un proceso anterior deteriorado. El proceso ascendente del maxilar es relativamente bajo y asciende suavemente en su borde posterior. El proceso yugal está bien desarrollado y es del mismo tamaño que el yugal que lo contacta.

El yugal presenta un proceso dorsal muy modesto y un proceso ventral bien desarrollado, lo que parece señalar que la fenestra infratemporal se hallaba bien formada y cerrada. El cuadrado no parece presentar una concavidad posterior timpánica, pero de todos modos la preservación dista de ser óptima.

El postorbital es grande y forma buena parte del borde de la fenestra supratemporal. Carece de la cuenca postorbital lateral como en *Sphenodon* y a diferencia de los eilenodontinos, no es posible saber si posee una cuenca dorsal. Presenta una muy suave cresta postorbital y epipostorbital, presente en todos los eupropalinales.

La mandíbula se ha preservado en articulación y presenta un proceso mentoniano desarrollado y semejante al del holotipo de *Opisthias rarus*. Lo llamativo es que el proceso retroarticular es muy extenso y sin curvatura dorsal.





Figura 79. Ejemplar de *Opisthias* sp. Cráneo DINO 16454 (retrodeformado). Escala:10 mm.

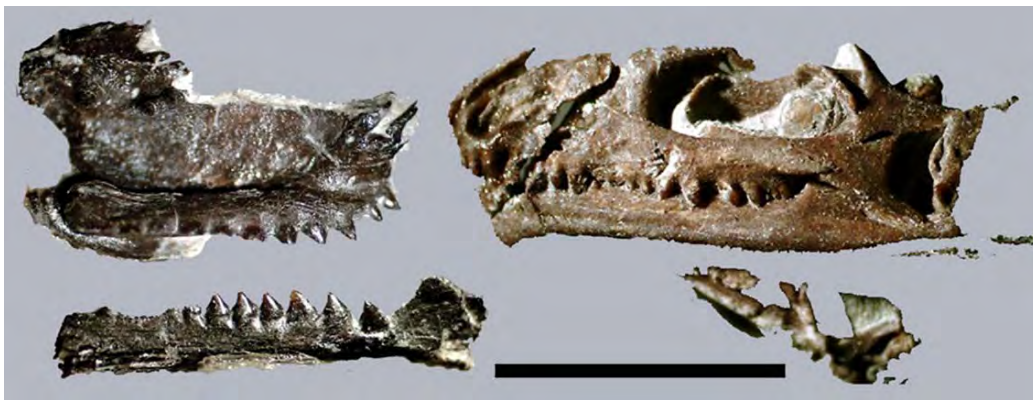


Figura 80. Ejemplar de *Opisthias* sp. Se exhibe el maxilar DINO 16445, el dentario DINO 16397 y el cráneo DINO 16454. Escala: 10 mm.

El maxilar DINO 16445, aparentemente asociado al cráneo, presenta, como el cráneo descrito por Simpson (1926), dientes muy pequeños y no encimados. El dentario DINO 16397, entretanto, presenta ocho dientes adicionales de gran tamaño y no estriados, o de estriamiento muy suave, muy semejantes a los reportados para el taxón 1



(LACM 135510, LACM 135658 y NCN 10). Debe destacarse que tanto DINO 16397 como LACM 135658 presentan cerca de la sínfisis algo que parece ser un pequeño sucesional, pero muy bajo, por lo que resulta difícil asegurarlo.

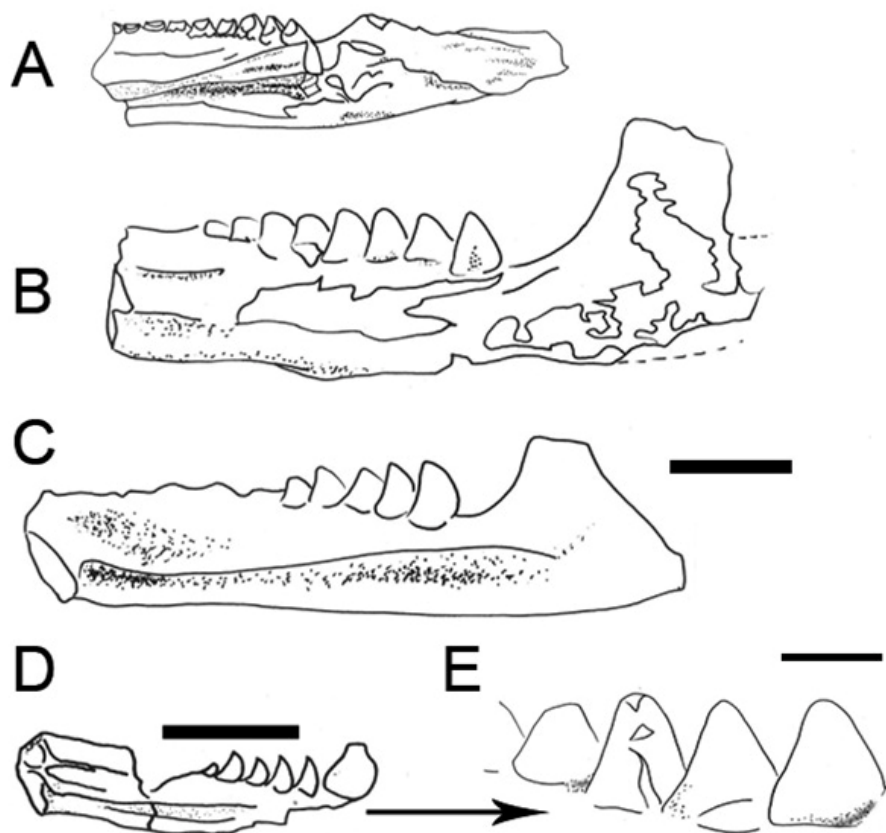


Figura 81. Material del taxón 1 del LACM con fines comparativos. De arriba hacia abajo, 92030C, LACM 135510, LACM 135658 y NCN 10. Escala de 5 mm (A, B, C y D); 1 mm. (E).

**Conclusiones sobre el estudio de los cráneos citados:** De los tres cráneos conservados en el LACM, resulta dificultoso diferenciar con claridad a las especies de *Opisthias* de *Theretaurus*, por el desconocimiento de las diferencias ontogenéticas entre ellos.

Los restos craneanos hallados muestran un gran rango de variación de tamaño, muy probablemente debido a variaciones ontogenéticas. La mayoría de los cráneos rondan los 15 mm, pero los especímenes adultos son considerablemente mayores, alcanzando los 30 mm (e.g. MN 79-59-13 y 135534). Los cráneos son cortos y de forma general triangular, semejantes a *Clevosaurus* en su aspecto, la estrecha cresta interparietal o sagital y grandes órbitas.

El premaxilar es conocido hasta ahora a partir de varios ejemplares. En DINO 15911, consistente en un premaxilar derecho estudiado por Fraser y Wu (1998), el proceso medial es largo y robusto a la vez, duplicando la región preservada del proceso lateral. Sin embargo, es posible que ésta sólo constituya la parte menor de un proceso maxilar bífido y que carezca de gran parte del hueso, lo que quedaría sustentado por el ángulo que muestra. En los cráneos preservados LACM 135531 el proceso lateral es al menos tan largo como el medial, excluyendo así claramente al maxilar del borde de la narina, lo que también es cierto para DINO 16454.

El margen anterior del premaxilar de DINO 15911 presenta un borde cóncavo que marca el límite de la región de inserción de la cubierta queratinosa del pico, lo que no se aprecia con claridad en ninguno de los otros cráneos salvo en otros taxones como *K. avelasi*.

En los cráneos del LACM, ambos premaxilares mantuvieron su identidad, lo que no parece ocurrir en DINO 15911 ni en *Kaikaifilusaurus*, donde se fusionan formando un pico único, aunque esto podría estar relacionado a la madurez relativa de cada espécimen.

En la mayor parte de los esfenodóntidos, la dentición premaxilar forma un pico, que puede ser en punta, como en *K. avelasi* y los pleurosaurios, en forma de cincel único o doble, como en *Sphenodon*.



Figura 82. Extremo anterior de los premaxilares de *Sphenodon punctatus* mostrando el cincel doble. Escala: 10 mm.

En formas juveniles o mas basales, el pico no está formado aún, y presentan dientes bien definidos o cúspides terminales.

En clevosaurios como *C. bairdi* sólo se ve una cúspide (e.g., Sues *et al.*, 1994), pero en otros taxones, como *Sphenodon* pueden variar entre una y tres (Howes and Swinnerton, 1901; Robinson, 1976). Esto tiene relación con la edad, desgaste y depósito de dentina secundaria (Jones, 2006).

En DINO 15911, el premaxilar posee tres dientes cónicos, siendo el más lateral algo mayor. Lo mismo ocurre en LACM 135531 y DINO 16454 donde los dientes se encuentran más individualizados aún. Sin embargo, ambos difieren en que en los primeros, al menos en el cráneo A, donde puede apreciarse, los dientes son estriados.

En vista lateral, el maxilar es comparable en LACM 135531 (A y B) y DINO 16454, siendo en todos los casos más bien bajo y de contornos suaves, con un proceso ascendente que se eleva con suavidad. Difieren en que el material del LACM presenta, en todos los casos, un número menor de dientes, más desgastados, con un labio de dentina muy marcado y, en uno de los casos, un forámen maxilar amplio. Un proceso anterior del maxilar se halla presente tanto en LACM 135531 (B) y DINO 16454, pero en ningún caso es muy prominente. El contacto entre maxilar y yugal es amplio (un 33% de la altura de la órbita, según Jones, 2006) en clevosaurios, *K. avelasi* y *Godavarisaurus* (Evans *et al.*, 2001).

El yugal es un hueso de interesante comparación en estos materiales. Mientras que en *Sphenodon* representa una “V” profundamente escindida (lo que se relaciona también a la economía ósea característica de *Sphenodon*), en formas más basales representa un hueso más extendido y ciertamente muy variable. En los ejemplares de interés, el yugal es una amplia medialuna en LACM 135531 (B), con un proceso ventral corto y uno dorsal bastante más largo, tal como ocurre en el material de *Clevosaurus* de Brasil (Frigolo, 1999; Bonaparte y Sues, 2006). En DINO 16454, el proceso ventral parece ser mayor, como en *Brachyrhinodon*, pero ambos yugales guardan cierta semejanza en su construcción, siendo ambos amplias medialunas; es muy posible que en el último taxón el proceso dorsal se encuentre roto.

El postorbital de LACM 135531 (B) es complejo y fue descrito antes; el de DINO 16454 conserva algunos de sus caracteres pero de un modo mucho más suave.

Con respecto a la mandíbula, no es posible apreciar en DINO 16454 el desarrollo ni la forma del proceso coronoideo pero sí las características del proceso retroarticular y la región mentoniana. En esta región, se asemeja notablemente al considerado aquí

*Opisthias* taxón 3, como LACM 120467. Entre los pocos materiales del LACM que han preservado su región retroarticular en posición, puede decirse que la de DINO 16454 es anormalmente grande, comparable a la de los clevosaurios, no a la de taxones eupropalinales.

En síntesis, ninguno de los cráneos descritos puede ser asignado a un eilenodontino. DINO 15911, sin embargo, es de asignación dudosa. Por otro lado, si bien todos ellos presentan varios caracteres que los relacionan a los esfenodontinos, ninguno presenta caniniformes desarrollados, aunque todos ellos parecen haber tenido una fenestra infratemporal cerrada y bien desarrollada.

En todos ellos el premaxilar excluye al maxilar del borde de la órbita, como ocurre en clevosaurios y eilenodontinos y a diferencia de pleurosaurios y *Sphenodon*. Por ello, todos los cráneos revisados son considerados aquí formas eupropalinales indeterminadas y un estudio más profundo escapa a los objetivos de este trabajo.

## 7. ESFENODONTES DEL CRETÁCICO INFERIOR

### 7.1. INTRODUCCIÓN A LOS ESFENODONTES DEL CRETÁCICO

---

Las interpretaciones actuales ilustran a los esfenodontes post-Jurásicos como “relictos evolutivos” (Gans, 1983), reemplazados ecológicamente durante el Cretácico Temprano por los lagartos escamados que rápidamente se diversificaban (Carroll, 1988). Este escenario ha sido concebido a partir del registro fósil de Laurasia, pero no se ajusta a la evidencia fósil de la que se dispone actualmente en América del Sur. El registro fósil de escamados en los continentes del sur, si bien sumamente fragmentario e incompleto, no provee evidencia de que los escamados fueran un grupo dominante ni más abundante que los esfenodontes, sino más bien lo contrario. La presencia de esfenodontes como *Kaikiaifilusaurus*, abundantes y de gran tamaño, en sedimentos del Cretácico Tardío, sugieren que los esfenodontes conservaron importantes zonas adaptativas en Gondwana a lo largo de un proceso continuo durante el Cretácico.

El registro gondwánico de edad cretácica incluye Marruecos (Evans y Sigogneau-Russell, 1997), Sudáfrica (Ross *et al.*, 1999) y Argentina (Apesteguía y Novas, 2003; Simón y Kellner, 2003; Apesteguía, 2005a; Martinelli y Forasiepi, 2005; Apesteguía y Rougier, 2007). Los últimos tres constituyen los registros más recientes de esfenodóntidos fósiles, más allá de un muy fragmentario resto mandibular proveniente del Mioceno de Nueva Zelanda (Worthy *et al.*, 2001). Ningún resto de esfenodóntido se ha reportado hasta el momento para el hemisferio norte desde fines del Cretácico Temprano, a pesar de su abundante diversidad en escamados. Sin embargo, los restos en sedimentos del Cretácico Temprano son importantes.

### 7.2. NEOCOMIANO

---

La distribución conocida de esfenodóntidos para el Cretácico Temprano es similar al Jurásico, con muchos integrantes de los mismos grupos, pero menor número de registros (Evans, 1995). Se incluyen entre ellos el ahora considerado Berriasiano *Opisthias* sp. (Evans y Fraser, 1992) y tal vez *Homoeosaurus* (Whiteside, 1986). Los acuáticos pleurosáuridos han sido colectados en rocas berriasianas de Canjuers, Francia

(Fabre, 1973, 1981).

*Toxolophosaurus*, del Cretácico Inferior de la Formación Kootenai (Montana, EEUU) fue descrito originalmente como un trilofosaurio (Olson, 1960), pero redescrito por Throckmorton *et al.* (1981) como un esfenodonte herbívoro de dientes anchos, con coronas orientadas transversalmente. En este carácter, *Toxolophosaurus* recuerda a *Eilenodon* (Rasmussen y Callison, 1981) del Jurásico Superior de la Formación Morrison en Fruita, Colorado (Ross, 1999).

Recientes hallazgos de esfenodontes en las limolitas albianas de Tlayua, en México (Reynoso, 1995) representan los últimos hallazgos del grupo en Laurasia. De los dos taxones reconocidos en Tlayua, uno se relaciona al europeo *Sapheosaurus*; mientras que el otro, *Pamizinsaurus*, es de posición incierta (Reynoso, 1997), lo que es acrecentado por el raro carácter de poseer osteodermos, hasta ahora nunca registrados en esfenodontes.

Restos de esfenodontes del Cretácico Inferior de los continentes gondwánicos han sido registrados en el Berriasiano de Marruecos (Sigogneau Russell, 1997). Estos especímenes representan los primeros registros de esfenodontes post-Jurásicos en África, y adicionaron la perspectiva gondwanica a la historia cretácica de los esfenodontes (Evans, 1995), lo que sería luego corroborado por los hallazgos en Argentina.

### 7.2.1. PURBECK, GRAN BRETAÑA

Entre los esfenodontes del Cretácico mas temprano de Gran Bretaña se encuentra un opistodonte descrito por Evans y Fraser (1992) de la Formación Purbeck (Limestone) en Durlston Bay. Este material (DORCM GS10831) fue asignado a *Opisthias* por estos autores en base a sus dientes opuestos (o semicónicos según los autores) y al desarrollo relativo de sus rebordes dentarios.

Evans y Searle (2002) describen también un premaxilar izquierdo (DORCM GS103) carente del proceso nasal, con tres dientes de implantación acrodonte cuyo más lateral es también el mayor, lo que es coincidente con los tres craneos de *Opisthias* de LACM; y un extremo anterior de un dentario izquierdo que presenta un pequeño diente anterior episinfisial (probablemente homólogo al que se desarrolla fuertemente en los opistodontes y que encaja por detrás del pico premaxilar). Este material presenta también un importante caniniforme por detrás del diente episinfisial, lo que claramente lo identifica como un esfenodontino, distinto por lo tanto a *Opisthias*.

### 7.2.2. CERIN Y CANJUERS, FRANCIA

El descubrimiento y explotación de las canteras de calizas litográficas de Baviera, Alemania, llevó a la obtención de numerosos ejemplares de esfenodóntidos en Solnhofen (Cocude-Michel, M. 1961/63) y Schamhaupten (Renesto y Viohl, 1997). Los primeros, entre los que se incluyen *Homoeosaurus* y pleurosaurios como *Pleurosaurus goldfussi*, corresponden al Portlandiano Inferior del Sistema Estratigráfico Británico, que equivale a un Tithoniano Superior del Sistema Internacional, mientras que los segundos son de edad Kimmeridgiana Superior.

En Cerin y Canjuers, Francia, se han hallado materiales importantes. El yacimiento de Cerin, de edad Kimmeridgiana (Ahmad, 1993), ha provisto abundantes materiales de saurios (e.g. *Sapheosaurus thiollerei*), así como *Kallimodon cerinensis* y *Homoeosaurus*, mientras que el Petit Plan de Canjuers, de edad Kimmeridgiana Superior a Berriasiana Inferior (Fabre, 1973, 1981) o Tithoniana Inferior (Dupret, 2004), proveyó materiales de *Homoeosaurus* aff. *solnhofensis*, saurios y pleurosaurios como *Pleurosaurus ginsburgi*. Este último taxón, considerado por algunos autores como más acuático que *P. goldfussi* en base a su tronco más largo y miembros posteriores más reducidos, es, para Rothery (2003), evidencia del hallazgo de dos morfos sexuales de *P. goldfussi*.

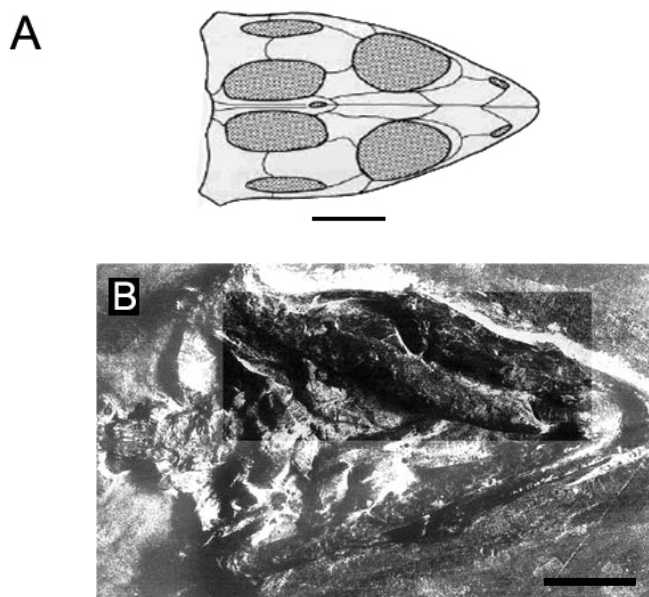


Figura 83. *Sapheosaurus thollierei* de acuerdo a Cocude-Michell (1963) y Fraser (1986). A, reconstrucción del cráneo en vista dorsal. Nótese lo angosto de la tabla parietal (estenoparietal) y las fenestras alargadas. B, cráneo en vista ventral. Nótese la

robustez de la mandíbula edéntula, que se ha destacado en el recuadro. Escalas: 20 mm

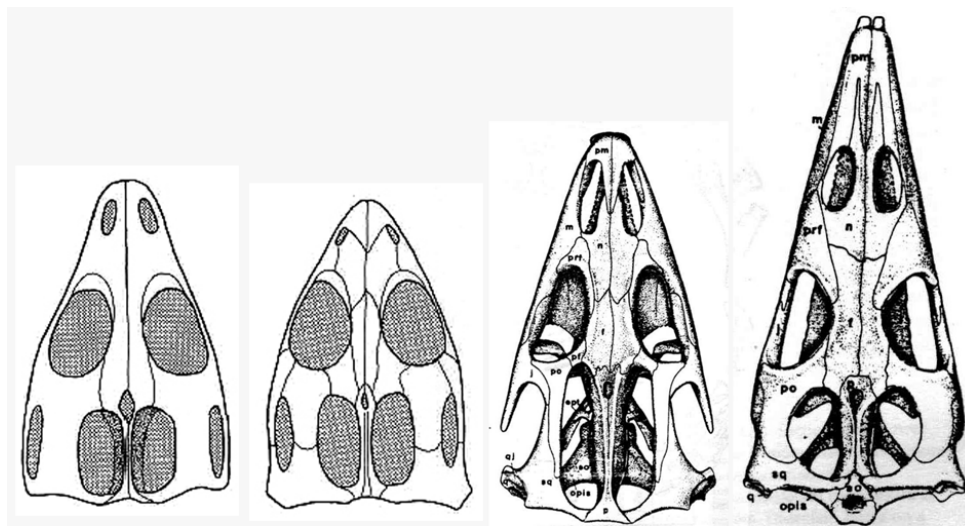


Figura 84. Serie de transformaciones morfológicas ligadas a la evolución de los esfenodóntidos marinos. De izquierda a derecha, *Kallimodon*, *Sapheosaurus*, *Palaeopleurosaurus*, *Pleurosaurus*. Es muy posible que *Palaeopleurosaurus* no responda a transformaciones dentro del mismo linaje.

Con respecto a *Homoeosaurus*, un taxón bien distribuido, presente entre el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Alemania y Francia, sus características más destacables son sus miembros particularmente largos, en especial el autopodio posterior (Evans et al, 2006), que fuera propuesto por diversos autores (e.g., Reynoso 1997, 2000) como una adaptación de un esfenodóntido caminador.

Si bien *Sapheosaurus* (Cocude–Michel 1963) y *Kallimodon* (Cocude–Michel 1963; Renesto and Viohl 1997) han sido considerados como cercanamente emparentados por Evans (1988), Wu (1994) y Reynoso (1996) han resaltado sus diferencias, localizadas principalmente en el largo del hocico. Sin embargo, la dificultad radica en el desconocimiento de sus variaciones ontogenéticas y, en el caso de los materiales de calizas litográficas, en el grado relativo de aplastamiento.

Está claro que en ambos taxones existe una región lumbar extendida, carecen de un proceso pectíneo del pubis y muestran un notable alargamiento del cráneo. Sin embargo, en los safeosaurios la región postorbital, con sus fenestras supratemporales angostas, es mayor que la preorbital (Reynoso, 2000). El arco supratemporal es también



muy ancho. El esqueleto postcraneano muestra centros vertebrales comprimidos lateralmente (Cocude-Michel, 1963; Gauthier *et al.*, 1988).

En el caso de *Palaeopleurosaurus*, del Jurásico Superior y *Pleurosaurus*, un taxón que llega en abundancia (se conocen más de 50 especímenes) al Cretácico Inferior, ambos muestran vértebras caudales con espinas neurales altas (excepto MPN A01/82 según Evans *et al.*, 2006) que sugieren la presencia de aleta caudal, así como una pelvis que es pequeña en relación tanto a los miembros posteriores como a la columna vertebral (Fabre 1981; Carroll 1985); ninguno de los dos taxones muestran largos procesos transversos lumbares.

Sin embargo, la pelvis de todos estas especies mantienen caracteres típicos de las pelvis de los rincocéfalos, como la presencia de un pubis corto y ancho, curvado medialmente, con un proceso pectíneo (tubérculo público) extendido lateralmente, no en el mismo plano como en lagartos, y un fuerte proceso posterior del isquion (Gauthier *et al.* 1988; Evans *et al.*, 2006).

### 7.3. APTIANO-ALBIANO

---

#### 7.3.1. PIETRAROJA, ITALIA

*Derasmosaurus* (Barbera and Macuglia 1988, 1991) es un género de esfenodonte descrito sobre la base de un individuo juvenil (Evans *et al.*, 2006) de 287 mm de longitud, colectado en rocas del Cretácico Inferior de Pietraroja, Italia. Descrito por Barbera y Macuglia (1988), es el único esfenodonte conocido para el Cretácico de Italia, ya que *Chometokadmon fitzingeri* ha sido reasignado como un escamado (Evans *et al.*, 2006).

Su identificación concreta no es aún clara, pero dada su semejanza con *Piocormus* (Cocude-Michel, 1973) es posible que se trate de un saurosauro.

El holotipo presenta espinas neurales bien desarrolladas en las vértebras caudales, como en otras formas acuáticas, pero sus fenestras supratemporales son de forma redondeada a diferencia de los saurosauros conocidos.



Figura 85. *Derasmosaurus* (fuente: [http://www.geologi.it/pietraroja/images/foss\\_1.jpg](http://www.geologi.it/pietraroja/images/foss_1.jpg)).

### 7.3.2. FORMACIÓN KOOTENAI, MONTANA, ESTADOS UNIDOS

En rocas de la Formación Kootenai, aflorante en Montana, EEUU, que podría considerarse una variante lateral de la Formación Cloverly, se ha hallado un único espécimen de esfenodonte, que fuera descrito como holotipo de *Toxolophosaurus cloudi*.

Dicho material fue originalmente considerado como un arcosaurio trilofosaurio (Olson, 1960), pero tras la reinterpretación de Throckmorton *et al.* (1981) se lo consideró un esfenodonte herbívoro. Los caracteres que justifican dicha asignación incluyen sus dientes anchos, de coronas orientadas transversalmente, que lo asemejan a *Eilenodon*, (Rasmussen y Callison, 1981) del Jurásico Superior de la Formación Morrison en Fruita, Colorado (Ross, 1999).

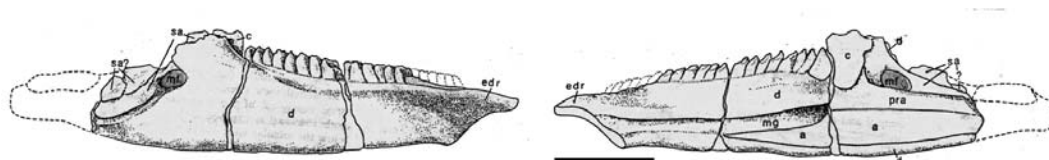


Figura 86. Ilustración de la hemimandíbula derecha de *Toxolophosaurus cloudi* en vista lateral (izq) y medial (der) (Modificado de Throckmorton *et al.*, 1981). Escala: 10 mm.

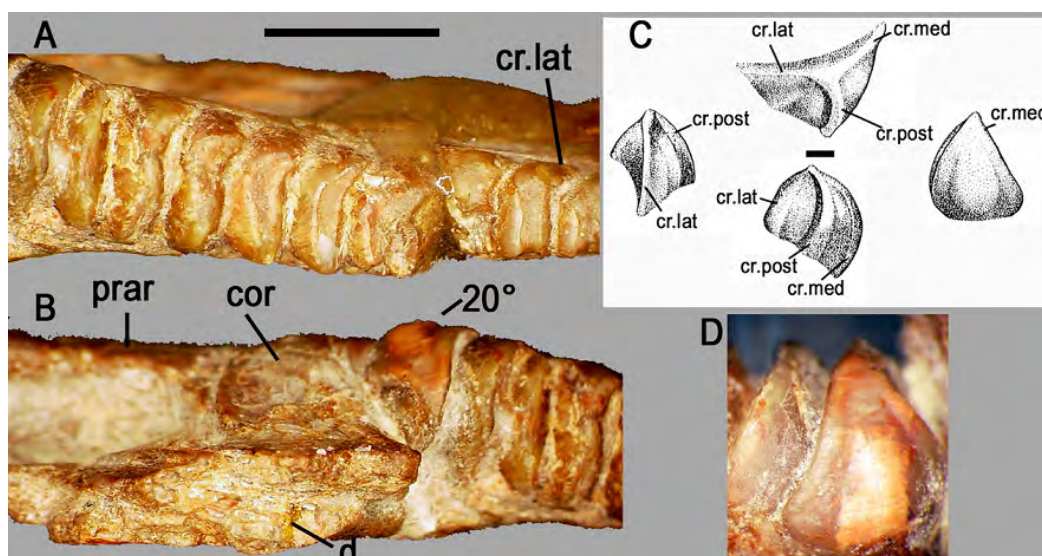


Figura 87. *Toxolophosaurus cloudi*, detalles de la mandíbula. A y B, vista oclusal mostrando el sector medio (A) y posterior (B) de la región dentada. C muestra un dibujo del 20° y último diente en vistas oclusal (arriba), lateral (izquierda), medial (derecha) y posterior (abajo). D muestra una fotografía de la vista medial. Nótese el desarrollo de la cresta lateral en A y la disposición excéntrica de la dentición al acercarse al coronoides en B. Escala: 5 mm (A y B); 1 mm (C y D).

### 7.3.3. TEPEXI DE RODRIGUEZ, MÉXICO

Las limolitas albianas de la Formación Tlayua, en México (Reynoso, 1995) han provisto de hallazgos recientes de esfenodontes que representan los mas jóvenes para Laurasia. De los dos taxones de Tlayua, uno es un safeosaurio y el otro, un posible grupo hermano de los eupropalinales.

Reynoso (1997) publicó los restos de *Pamizinsaurus*, un esfenodonte de edad Albiana proveniente del miembro medio de la Formación Tlayua, aflorante en Tepexi de Rodríguez, México. Según su análisis, este taxón constituye el grupo hermano del grupo corona Sphenodontinae + Eilenodontinae o, según Apesteguía y Novas (2003), hermano de los eupropalinales (Sphenodontinae + Opisthodontia).

El premaxilar visible, si bien dañado, presenta los procesos nasales y tal vez restos del proceso posterodorsal (Reynoso, 1997). Los dientes presentes, como en los cráneos de eupropalinales juveniles, son tres, con el más lateral de mayor tamaño. En el maxilar, se han preservado cinco dientes cónicos, con estrías bien desarrolladas en todo el diente y alternancia de tamaño. Resulta de particular interés el tercer diente maxilar

preservado, un diente preservado casi en vista oclusal pero de tamaño mayor que los demás. Si bien el ejemplar es muy joven como para tener un diente sucesional bien desarrollado, es muy posible que hubiera desarrollado un caniniforme en estadios más avanzados. El palatino resulta poco visible, pero dos grandes dientes se hallan visibles y en línea, lo que recuerda la condición de los eupropalinales.

Siendo un ejemplar joven, sus dientes eclosionales parecen estar completos y su número alcanza a nueve piezas, comprendiendo a la segunda y tercera generación de dientes. En la parte posterior de la hilera dentaria, los primeros dos dientes adicionales se hallan presentes. Todos los dientes eclosionales presentan crestas y surcos bien desarrollados. La sínfisis dentaria se angosta en sentido dorsal y posee un pequeño proceso ventroposterior semejante al que se encuentra (mucho mas desarrollado) en opistodontes. Los procesos posteromediales de los pterigoides son pequeños pero se acercan a la línea media casi cerrando la cavidad interpterigoidea.

Dos aspectos interesantes de *Pamizinsaurus* son su cola corta y su cubierta de pequeños osteodermos, dos características no registradas hasta hoy en otros esfenodontes, aunque la primera podría deberse a su temprana edad ontogenética.

El otro importante esfenodonte de Tepexi de Rodríguez es de un linaje completamente distinto, los safeosaurios. Éstos constituyen un linaje de esfenodontes acuáticos cercanamente relacionados a *Kallimodon*. Si bien una avanzada pérdida dental es conocida en *Sapheosaurus*, por lo cual se desconocía la morfología dental del grupo, el safeosaurio descrito por Reynoso (2000) para el Cretácico Inferior de Tepexi de Rodríguez presenta una dentición adulta completa y, de hecho, distinta a la de otros esfenodóntidos.

*Ankylosphenodon* es un esfenodonte de características muy particulares. Exhibe un tipo de implantación dental para la que hubo que crear un nuevo término: anquilotecodoncia (i.e. *sensu* Reynoso 2000), lo que, sumado a la condición edéntula de *Sapheosaurus* y a los pocos dientes de *Kawasphenodon*, nos describen a un grupo de gran diversidad morfológica.

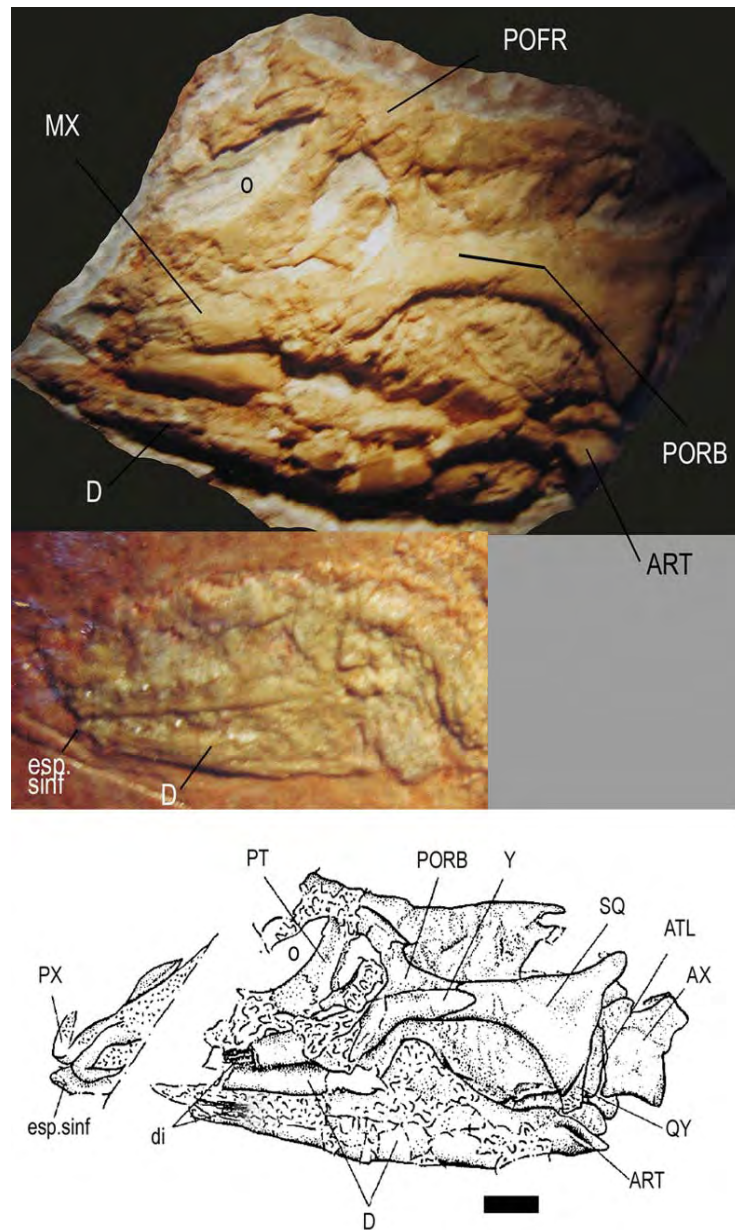


Figura 88. *Ankylosphenodon pachystosus*. Cráneo en vista lateral del holotipo (arriba y abajo) y material referido (centro). Modificado de Reynoso (2000). Escala: 10 mm.

En *Ankylosphenodon* la mandíbula es profunda, y en ella se encuentran las extensas raíces de los dientes de crecimiento continuo. El dentario es muy alto en la región posterior, cercano a la region coronoidea, para hacerse más bajo, pero estable, anteriormente (Reynoso 2000; Figura 2). El proceso retroarticular es corto, como en los esfenodóntidos derivados (e.g., *Sphenodon*, *Opisthias*, *Eilenodon*).



Asimismo, las facetas de desgaste se dan a ambos lados de las mandíbulas, especialmente en los dientes adicionales, pero que también dejan marcas en el hueso dentario. Esto indica un buen desarrollo de la masticación propalinal.

*Ankylosphenodon* es un esfenodonte de gran tamaño. Su cráneo ronda los 11 o 12 cm, la misma medida estimada para *Kawasphenodon*, con quien también coincide en robustez. Aún en los mayores taxones de esfenodontes marinos (e.g., *Pleurosauros*, *Ankylosphenodon*), el cráneo no suele exceder los 10 cm.

#### 7.3.4. ANNOUAL, MARRUECOS

En *Tingitana annoulae*, del Cretácico Inferior de Marruecos (Evans y Sigogneau-Russell, 1997), la dentición adicional es cónica, con crestas (ridges) y surcos labiales verticales. A diferencia de *Opisthias*, los dientes no son de base cuadrangular, sino más bien elongados, como en *Sphenodon*. El esmalte de los dientes de *Tingitana*, como los de *Pleurosauros*, posee una superficie lingual ornamentada con arrugas y crenulaciones. Los dientes adicionales poseen fuertes facetas de desgaste producidas por los movimientos propalinales de la mandíbula inferior.

Los dientes de la mandíbula de *Tingitana* presentan rebordes (flanges) anterolinguales de desarrollo medio (aunque mayores que en *Sphenodon*, *Palaeopleurosauros* y *Pamizinsaurus*) que se superponen al borde interno del diente que le antecede, formando así un borde continuo. El número total de dientes no es muy elevado, pero no han podido realizarse conteos precisos o completos. *Opisthias* carece por completo de esos rebordes anterolinguales.

Como en esfenodontes corona, *Tingitana* carece de las marcas de corte o “score facets” verticales y profundas producidas en el hueso alveolar por efecto de su capacidad de corte vertical preciso (“PVS” = “precise vertical shear”). Por otro lado, los dientes posteriores del maxilar presentan rebordes posterolinguales.

Dado el estado fragmentario y desarticulado de los especímenes, las afinidades filogenéticas de *Tingitana* son inciertas. Sin embargo, es posible decir que se trata de un esfenodóntido eupropalinal, de dentición comprimida labiolingualmente, relacionado al tercer grupo dental de Jones (2006). Estos taxones poseen piezas dentales largas anteroposteriormente y comprimidas labiolingualmente, mejor preparadas para el seccionamiento que para el empalamiento o fijación. Dependiendo de la robustez de la mandíbula, este corte pudo haberse aplicado a pequeños vertebrados e insectos.

Si bien este tipo de dentición está presente tanto en *Tingitana* como en esfenodontinos y clevosaurios, el dentario de *Tingitana* es mucho más delgado que el de los otros taxones, mientras que el de *Sphenodon* es más robusto. A la vez, el de un clevosaurio como *Clevosaurus bairdi* resulta particularmente robusto, lo que le habría permitido resistir mejor los movimientos de lucha de un vertebrado atrapado entre sus mandíbulas.

De lo que conocemos de la dieta de *Sphenodon* (Robb, 1977; Dawbin, 1982), que se alimenta especialmente de una variedad de insecto grande, el “weta”, así como de vertebrados que ocasionalmente atrapa, puede inferirse que algunos clevosaurios podrían haber predado sobre vertebrados pequeños, tal vez mamíferos o anuros y, por otro lado, *Tingitana*, debería haber podido alimentarse de invertebrados sin coraza, como gusanos o vertebrados más pequeños, como anfibios y anuros.

Otro material importante de Annoual lo representa el “Sphenodontian B” de Evans y Sigogneau-Russell (1997). Este material presenta un proceso posterior del dentario muy bien desarrollado, del mismo tamaño que el dentario precoronoideo, un proceso coronoideo bajo y triangular, semejante al de *Opisthias rarus* y dientes alternados no encimados.

Los dientes alternados podrían indicar una dentición típica de esfenodóntidos juveniles, la segunda y tercera de Harrison (1901), o la eclosional de Robinson (1976), iniciada en *Sphenodon* en el estadio ontogenético R, en general en número de 10 a 13. Si bien esta dentición suele ser gastada en adultos y reemplazada funcionalmente por los dientes adicionales, es posible que en algunas especies de esfenodontinos, haya sido retenida en el estado adulto, que nunca adquiriría dientes adicionales, a la vez que los opistodontes derivados nunca pasarían por la dentición eclosional.



Figura 89. Esfenodonte B, imagen modificada y revertida de Evans y Sigogneau-Russell (1997). Escala: 10 mm.

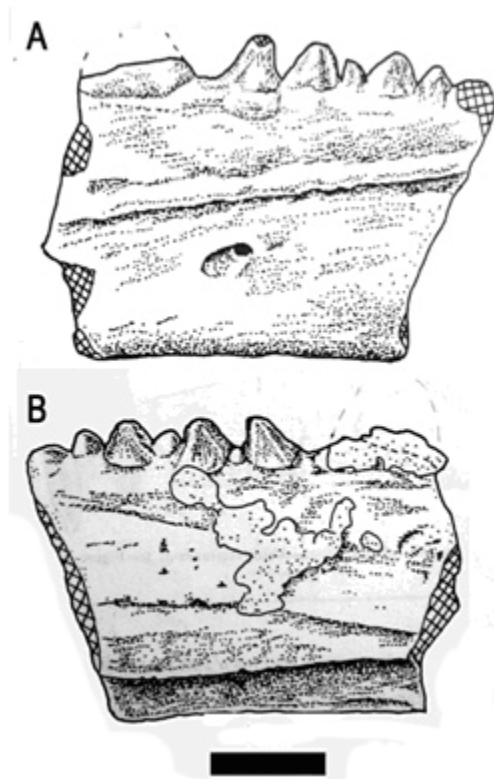


Figura 90. Esfenodonte B, MCM 122, en vista lateral (A) y medial (B). Nótese en ambos casos la base truncada del caniniforme. Imagen modificada y revertida de Evans y Sigogneau-Russell (1997). Escala: 10 mm.



## 8. ESFENODONTES DEL CRETÁCICO SUPERIOR BAJO

La transición entre el Cretácico Temprano y el Tardío fue, en algunas regiones, un evento de importancia. En Laurasia, por ejemplo, pueden detectarse importantes cambios en las faunas de lepidosaurios, en especial de lagartos de la familia Teiidae, tan exitosa y diversa hasta entonces (Nydam, 2002), así como la extinción de los esfenodontes (Reynoso, 1992). Entre los arcosaurios, los cambios son también notorios e incluyen un cambio sustancial de componentes faunísticos que involucra la extinción de grandes terópodos como los alosáuridos y los acrocantosáuridos y de los dinosaurios saurópodos, que tendría lugar a fines del Cenomaniano (Cretácico Superior) (e.g., Wilson y Sereno, 1998), tanto en América del Norte como en Europa. El registro asiático es más difícil de interpretar, por los problemas de identificación de taxones y asignación de edad, por lo que aquí me abstengo al respecto.

En Gondwana, el registro es limitado, y los cambios tal vez no hayan sido tan drásticos como los del Hemisferio Norte. Sin embargo, al menos la fauna del Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina en la Formación La Amarga (Barremiano), es notablemente diferente a la del Cretácico Superior del Grupo Neuquén, si bien los principales taxones de la última ya se hallaban presentes en modestas proporciones (Apesteguía, 2007b), y una fauna intermedia puede apreciarse en la Formación Lohan Cura (Aptiano).

Para inicios del Cretácico Tardío, los esfenodontes desaparecen del registro laurásico. Ya escasos desde el Albiano, *Pamizinsaurus*, de México, es presentado como un relictos preservado gracias a la insularidad de Tepexi de Rodríguez (Reynoso, 1997; 1998). Sin embargo, esta catastrófica historia no parece haber tenido efecto alguno en los continentes meridionales (Apesteguía y Novas, 2003).

El hallazgo de opistodontes en el Hemisferio Sur representó la piedra angular del hallazgo de esfenodontes en el Cretácico Superior de América del Sur. Ellos fueron los primeros pero no serían los últimos. Sin embargo, y a pesar de que es obvio que otros linajes se hallaban presentes, los opistodontes son hasta el momento los únicos esfenodontes reconocidos en el mundo para el intervalo Cenomaniano-Santoniano, hallados hasta ahora en el norte y centro de la Patagonia argentina.

Los **opistodontes** son un linaje de lepidosaurios conocido entre el Jurásico Tardío (o Triásico Tardío si se incluye a *Pelecymala*) y el Cretácico Tardío. Habitaron

América del Sur al menos hasta tiempos coniacianos (Apesteguía y Novas, 2003). Las relaciones filogenéticas de los esfenodontes eupropalinales (opistodontes y esfenodontinos), junto con las peculiaridades morfológicas de los materiales patagónicos (e.g. gran tamaño adulto, miembros robustos, falanges ungueales inusuales, pico agudo y nasales abultados), sugieren que una importante radiación de esfenodontes cretácicos poco documentada aún en los continentes del sur.

El grupo está compuesto hasta ahora por tres especies del mismo género *Kaikaifilusaurus*, hallados en tres distintas provincias patagónicas: *K. calvoi* (Simón y Kellner, 2003), de Neuquén, *K. avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003), de Río Negro y una nueva especie de Chubut que aquí se describe.

Si bien fue descubierto cuatro años después que el material rionegrino, *K. calvoi* fue el primero en ser nominado (ver Nota taxonómica más abajo), por lo que se convirtió en portador del nombre genérico, y el primero en ser descrito aquí.

### 8.1. *Kaikaifilusaurus calvoi*

---

En sedimentos correspondientes a la misma Formación Candeleros pero en la localidad Araceli, en los alrededores de El Chocón, del lado neuquino, una expedición paleontológica liderada por Edith Simón halló a comienzos de 2002 dos hemimandíbulas muy erosionadas de un esfenodonte.

El material fue publicado en 2003 como *Kaikaifilusaurus calvoi* y representa parte del mismo grupo de esfenodontes que se venía hallando en el lado rionegrino del afloramiento de esa unidad desde 1999 (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía, 2002c): los eilenodontinos.

### Sistemática

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839; Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther 1867 (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988)

Sphenodontida Williston, 1925

Opisthodontia Apesteguía y Novas, 2003

Eilenodontinae Rasmussen y Callison, 1981

*KAIKAIFILUSAURUS* Simón y Kellner 2003

**Holotipo.** MPCHv 4, mandíbula izquierda carente de su región posterior.

**Paratipo.** MPCHv 5, mandíbula derecha carente de su región posterior y sinfisial.

**Especie tipo:** *Kaikaifilusaurus calvoi* Simón y Kellner, 2003.

**Localidad y Horizonte.** Capas superiores de la Formación Candeleros (Cenomaniano-Turoniano) (Hugo y Leanza, 1999; Corbella *et al.*, 2004), Neuquén, NO Patagonia, Argentina.

**Diagnosis enmendada.** *Kaikaifilusaurus* difiere de otros esfenodontes en la siguiente combinación de caracteres: Tamaño craneano adulto mayor a 100 mm (al menos 65 mm entre la sínfisis y el proceso coronoideo); dientes reversos escuamiformes muy densamente agrupados, con sus crestas lingual y labial imbricadas, cubriendo la base del diente anterior; proceso mentoniano redondeado, orientado ventromedialmente, sin punta posterior y, coherentemente, el margen ventral del dentario se hace fuertemente cóncavo cerca de la sínfisis y proyección sinfisial (espolón) muy desarrollada, formando puntas que dejan marcas tras el premaxilar.

**Comentario:** Si bien la presencia de un proceso mentoniano desarrollado es una sinapomorfía de todo el clado Opisthodontia (Apesteguía y Novas, 2003), desde *Opisthias rarus* y, de forma más puntiaguda, puede ser también hallado en algunos esfenodontinos (e.g. ver Reynoso, 1997), la forma de la sínfisis sí es particular del género y compartida en sus especies.

*Kaikaifilusaurus calvoi* Simón y Kellner, 2003.

**Diagnosis original:** Esfenodóntido eilenodontino cuya mandíbula presenta:

1. una marcada expansión dorsoventral de la superficie medial de la sínfisis que queda separada del extremo más distal sinfisial por un surco sigmoide de dirección dorsoventral.
2. un borde edéntulo orientado anterodorsalmente.

3. un estante sinfisial anteroposteriormente corto.
4. un espacio pronunciado entre el proceso coronoideo y el último diente.
5. el margen ventral del dentario se hace fuertemente cóncavo cerca de la sínfisis.

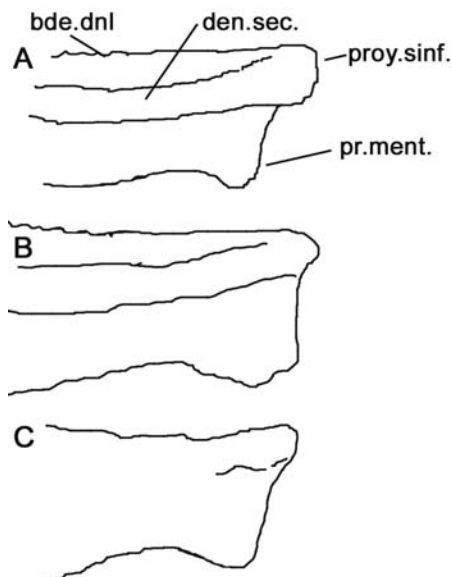


Figura 91. Diagrama mostrando distintos morfotipos sinfisiales de *Kaikaifilusaurus* en vista lateral. A es MPCA 300 (holotipo), B S/n° (cod. campo: TEFA), C es MPCHv 4 (holotipo). No a escala.

**Comentarios:** Con respecto al caracter 1, el mismo se halla ausente de todos los materiales rionegrinos vistos y, en efecto, se halla presente en MPCHv 4. Personalmente creo que es un defecto en la preservación del ejemplar, pero no teniendo mejores argumentos, lo consideraré aquí válido para la diagnosis específica.

El caracter 2 es, en realidad, una condición del desgaste dentario visible en todos los esfenodóntidos adultos, donde los dientes se pulen fuertemente contra las dobles hileras palatinas y maxilares, quedando reducidas a un filoso borde óseo. De hecho, esto ocurre también en el actual *Sphenodon*.

El caracter 4 representa un carácter de variación ontogenética. Al culminar su crecimiento, tras la erupción del último diente adicional, se genera un pequeño espacio o diastema que permite reconocer el estadio senil de su portador.

**Diagnosis modificada.** *Kaikaifilusaurus calvoi* difiere de otros esfenodontes en la siguiente combinación de caracteres: Tamaño adulto mediano, con dentarios de 65 mm

entre la sínfisis y el proceso coronoideo; región sinfisial seccionada en dos partes por un surco subhorizontal cuya dirección coincide con la del Canal de Meckel. *Rebbanasaurus*, *Godavarisaurus* y *Cynosphenodon* (Reynoso, 1996b) también presentan el surco; espolón sinfisial de dirección oblicua elevada y borde dental con región cóncava anterior.

## 8.2. *Kaikaifilusaurus* en Huanimán, Chubut

---

Una nueva especie asignable al género *Kaikaifilusaurus* fue hallada en 2004 por un equipo dirigido por el Sr. Pablo Puerta, quien también realizó una correcta determinación como material de esfenodóntidos, en la localidad de Huanimán. Los materiales fueron hallados sueltos, en asociación, en rocas de la Formación Cerro Castaño, del Subgrupo Cerro Barcino, Grupo Chubut, asignadas a un Cretácico Inferior tardío o Cretácico Superior temprano.

Sphenodontida Williston, 1925

Opisthodontia Apesteguía y Novas, 2003

Eilenodontinae Rasmussen y Callison, 1981

*Kaikaifilusaurus* sp.

**Material.** MPEF-Pv 3092 (N° de campo HN 01/04) (Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Chubut, Argentina), consistente en varios fragmentos craneanos y postcraneanos (Figura 92-97, cajón 11, RA1), específicamente 2 dentarios derechos, 4 palatinos, 4 dentarios izquierdos, 1 vértebra y 3 maxilares (fragmentos).

**Localidad y Horizonte.** Rocas pertenecientes a la Formación Cerro Castaño, del subgrupo Cerro Barcino, Grupo Chubut, asignadas a un Cretácico Inferior tardío, en la localidad de Huanimán, en el flanco oriental de la Sierra de la Cicuta (43°8'28.4 S, 68°44'14.6 W), Chubut, Patagonia Central, Argentina. Los especímenes fueron hallados en areniscas fluviales, en asociación con restos de dinosaurios terópodos y saurópodos (P. Puerta, com. pers.).

Considerando que las carofitas estudiadas por Mussachio para Cerro Barcino provienen en realidad de la Formación Cerro Castaño (Mussachio *et al.*, 1990), la edad de estos esfenodontes sería aproximadamente aptiana. La Formación Cerro Castaño, es

parte del subgrupo Cerro Barcino (Hauteriviano Superior a Coniaciano, suprayaciendo a la Formación La Paloma, e infrayaciendo a Las Plumas y Bayo Overo. A la vez, todo el subgrupo suprayace al subgrupo Los Adobes (Formaciones Arroyo del Pajarito y Bardas Coloradas), que completan así el Grupo Chubut.

CUENCA NEUQUINA SUR			CUENCA SAN JORGE: Río Chubut	CUENCA SAN JORGE: Bajo Barreal	COMPOSICIÓN FAUNÍSTICA GENERALIZADA	EDAD POSIBLE
Fm. Salamanca			Fm. Bororó	Fm. Laguna Palacios		
Fm. Roca			Fm. Bustamante			
Fm. Jagüel			Fm. Lefipán			
ALLENENSE			Fm. Puesto Manuel Arce	Miembro Superior	Linajes alóctonos norteamericanos	Maastrichtiano Inferior
						Campaniano Superior
COLORADOENSE			Sin registro	Sin registro	Reducción en registro de Carcharodontosauridae y Rebbachisauridae. Incremento en abundancia de titanosaurios de coronas dentarias angostas, abelisauroides, dromeosáuridos y otros celurosaurios. Aparición de Podocnemidoidea patagónicas	Campaniano Inferior
NEUQUENENSE						
LIMAYENSE	GRUPO CHUBUT	SG° CERRO BARCINO	Fm. Bayo Overo	Miembro Inferior	Carcharodontosauridae, Unenlagiinae, Titanosauria <i>Kaikaifilusaurus</i> sp. de Tres Cerros	Coniaciano
			Fm. Las Plumas	Fm. Castillo (Superior)	SIN REGISTRO	¿Albiano?
LOHANCURENSE			Fm. Cerro Castaño (húmedo)	Fm. Castillo (inferior)	Carcharodontosauridae, Ceratosauridae, <i>Genyodectes</i> , Titanosauriformes basales, Rebbachisauroides? (obs. pers.), <i>Kaikaifilusaurus</i> sp. de Huanimán	Aptiano (Page <i>et al.</i> , 1999, La Juanita)
AMARGUENSE			Fm. La Paloma (árido)		Abelisauroides, Titanosauriformes basales, Titanosauria, Rebbachisauroides, Dicraeosauridae	Barremiano
		SG° LOS ADOBES	Fm. Bardas Coloradas	Fm. Matasiete (Pto. Albornoz)		
			Fm. Arroyo del Pajarito	Fm. Matasiete (Pto. Albornoz)		Valanginiano
			Fm. Cañadón Calcáreo			
			Fm. Cañadón Asfalto		Sphenodontinae?	

Tabla 4. Cuencas, composición faunística y edad asignada.



Figura 92. MPEF-Pv 3092, *Kaikaifilusaurus* sp. 1 de Huanimán, Chubut. Maxilares en vistas laterales (izquierda) y mediales (derecha). Obsérvese abajo a la derecha el diente que se adiciona en la parte posterior del maxilar. Escala: 5 mm.

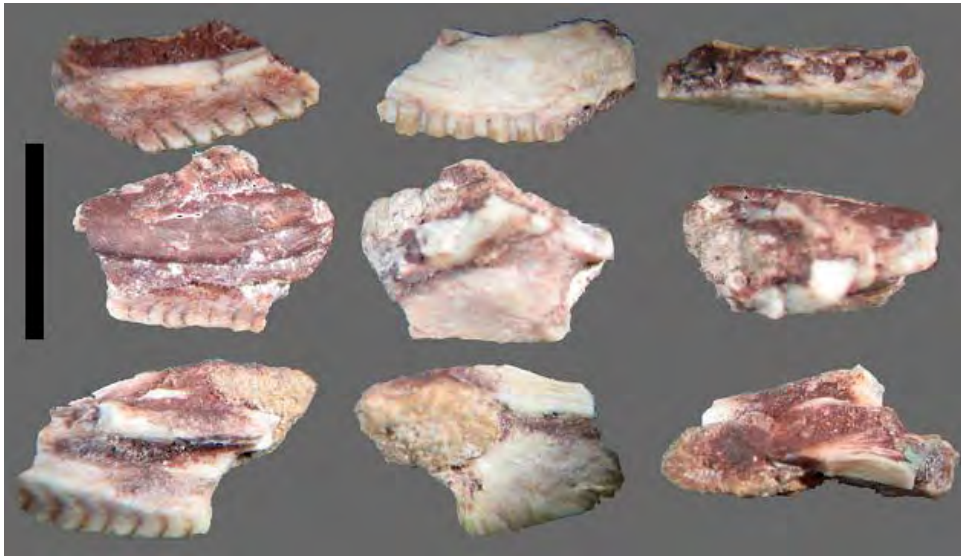


Figura 93. MPEF-Pv 3092, *Kaikaifilusaurus* sp. 1 de Huanimán, Chubut. Palatinos en vistas laterales (izquierda), mediales (centro) y dorsales (derecha). Escala: 5 mm.

**Descripción.** De los caracteres que diagnostican a *Kaikaifilusaurus*, se reconocen en el presente material los siguientes: hileras dentarias palatina y maxilar elongadas, rectas y

paralelas; dientes densamente agrupados, con crestas lingual y labial imbricadas; ausencia de regionalización dentaria y de caniniforme.

**Maxilar:** Del maxilar de *Kaikaifilusaurus* MPEF-Pv 3092 sólo se han preservado dos extremos posteriores (figura 92), uno de ellos junto con el nacimiento del proceso yugal.

Los dientes posteriores se encuentran bastante invadidos por depósitos de dentina secundaria, probablemente parte del depósito del margen lateral, que normalmente suprayace a la dentición.

En general, las piezas dentales de este esfenodóntido chubutense presentan un fuertísimo desgaste, tal vez en relación a un ambiente más volcániclastico en relación a los eventos efusivos de Marifil y Chon Aike. Por ello, los únicos dientes bien preservados son los que se alojan en la parte posterior del maxilar, de donde se originan las nuevas piezas adicionales en los esfenodontinos.

Tal como ocurre en otras especies de *Kaikaifilusaurus*, los dientes presentan un fuerte cono visible lateralmente que se erosiona fuertemente hacia el lado medial. Un aspecto interesante de este material es que en una de las piezas, a través de un corte natural, puede observarse con claridad la adición de un nuevo diente escumiforme en el extremo posterior del maxilar.

En el material presente se han preservado sólo 7 a 8 dientes en uno y 7 en el otro. Es posible que el maxilar adulto preservara varios más, tal vez unos 10 de acuerdo al pronunciado desgaste, un número muy lejano de los 23 dientes maxilares presentes en *Kaikaifilusaurus*.

**Palatino:** Los palatinos de esta especie de *Kaikaifilusaurus* (figura 93) son muy semejantes a los de la especie rionegrina. Presentan también una cara lateral con un marcado proceso lateral bajo el cual corre un profundo surco horizontal paralelo a la hilera dentaria.

Los dientes se muestran sobre la cara ventral del palatino, que tiene cierta curvatura pero siempre sobre el plano sagital, como en todo eupropalinal. Los elementos que preservan más dientes han conservado 7. En su cara medial, sin desgaste, se los ve cónicos y de extremo cuadrangular. En la cara lateral, desgastada, se muestran las piezas en sección sagital. En uno de los elementos se ha preservado parte de la muesca para el nervio maxilar.



**Dentario:** La mandíbula es muy profunda (figura 94-96) y el dentario muestra un fuerte desarrollo de propalinalidad. La mandíbula es profunda y corta, pero en ningún caso se ha preservado el proceso coronoideo. Se han hallado varios elementos mandibulares sueltos, lo que demuestra, como es común en esfenodontes, su laxa conexión sinfisial. El surco meckeliano, evidente por la no osificación del esplenial, se amplía posteriormente.

El canal de Meckel se extiende hacia adelante corriendo casi sobre el borde ventral. En corte transversal se observa su contorno semicircular y homogéneo (Figura 94, arriba a la izquierda).

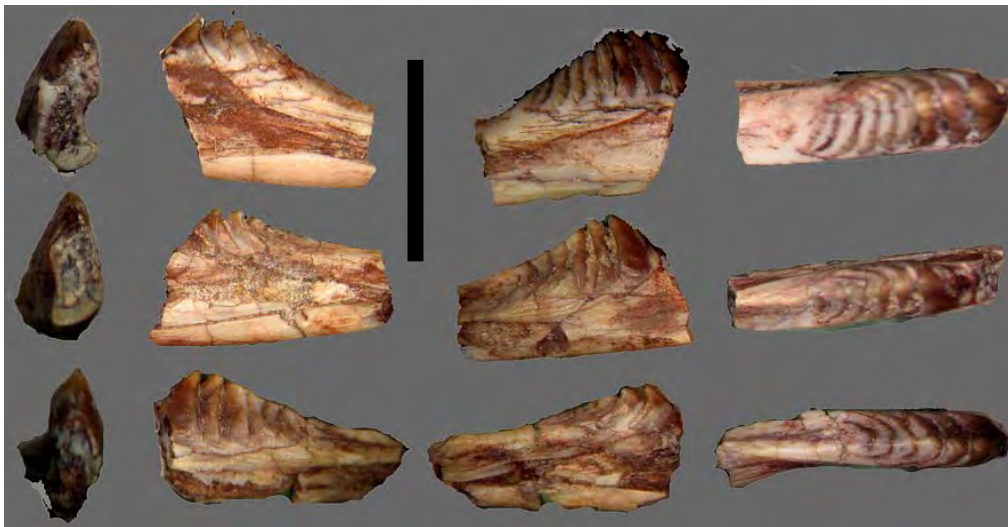


Figura 94. MPEF-Pv 3092, *Kaikaifilusaurus* sp. 1 de Huanimán, Chubut. Dentarios en sección transversal (primera columna), vista medial (segunda columna), vistas lateral (tercera columna) y vista dorsal (derecha). Escala: 10 mm.

El dentario aumenta su profundidad hacia atrás de un modo abrupto dando a la pieza una profundidad muy grande, a la vez que los dientes posteriores son de gran tamaño.

A diferencia de otros eilenodontinos, donde el desgaste es relativamente homogéneo, aquí es muy fuerte sobre los dientes anteriores y medios, pero los posteriores se han preservado en buen estado. La relación altura máxima pre-coronoidea/longitud total no puede establecerse por no haberse preservado ninguna

mandíbula completa, por lo que se carece de información acerca del foramen mandibular o huesos postdentarios.

El borde dorsal del dentario se curva suavemente en vista oclusal al llegar a la región edéntula, recostándose lateralmente al acercarse a la región sinfisiaria, mientras que la línea ventral del dentario se mantiene recta en las regiones preservadas.

En algunos casos se ha preservado una parte del último tramo de la lámina postsinfisial, que limita dorsalmente al surco de Meckel y acompaña ventralmente a la dentina secundaria. Aunque normalmente esta lámina se ensancha anteriormente, en el sector preservado se mantiene homogénea.

La plataforma subdental por acreción de dentina secundaria, como en otras especies de *Kaikiaifilusaurus*, muestra su bandeado característico, pero se angosta fuertemente en la región edéntula.

La cara medial del dentario está surcada por el surco Meckeliano. No se ha preservado la complejidad de niveles descritos para *K. avelasi*, pero esto puede ser preservacional.

El surco de Meckel se amplía posteriormente de un modo muy abrupto, en unos 40°, de un modo mucho mas marcado que el de los contornos del hueso.

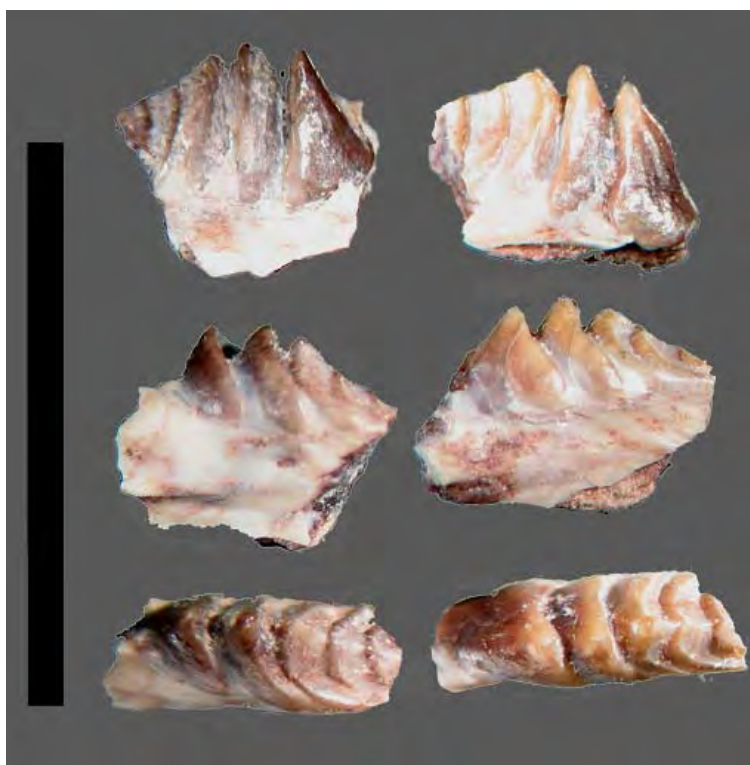


Figura 95. MPEF-Pv 3092, *Kaikaifilusaurus* sp. 1 de Huanimán, Chubut. Dentarios en vista lateral (arriba), medial (centro) y oclusal (abajo). Escala: 10 mm.

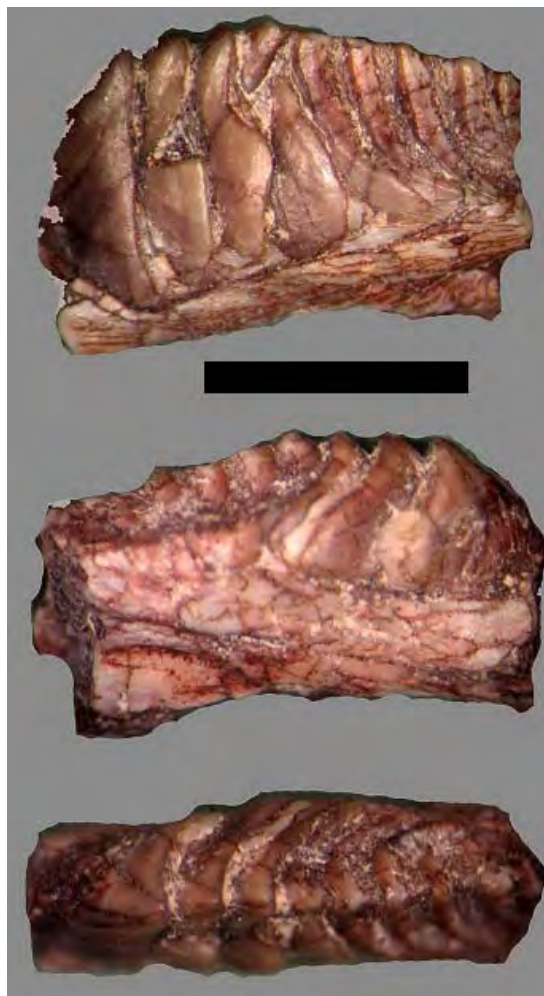


Figura 96. MPEF-Pv 3092, *Kaikaifilusaurus* sp. 1 de Huanimán, Chubut. Dentarios en vista lateral (arriba), medial (centro) y oclusal (abajo). Escala: 5 mm.

Los dientes mandibulares que, como en eilenodontinos y *Opisthias*, son anchos transversalmente, muestran rebordes linguales y labiales, que ocultan las bases de los dientes precedentes, como en otras especies de *Kaikaifilusaurus*. Los dientes, numerosos y uniformes, muestran un tamaño que se incrementa fuertemente en sentido posterior en la serie adicional, a la vez que el desgaste actúa contrastando más aún esta diferencia. Los dientes apuntan anteriormente y se hallan densamente empaquetados, tal vez más que en *K. avelasi*. Importantes sobrecrecimientos de dentina engloban la base del diente precedente.

Un elemento que parece ser diagnóstico de este taxón es que los dientes mandibulares presentan un surco posterior exactamente sobre la línea media.

**Esqueleto axial:** Una sola vértebra se ha preservado, y en malas condiciones. Sus superficies periostiales casi no se han preservado, pero se observa un canal neural bien definido y un arco neural alto, con una espina probablemente alta.

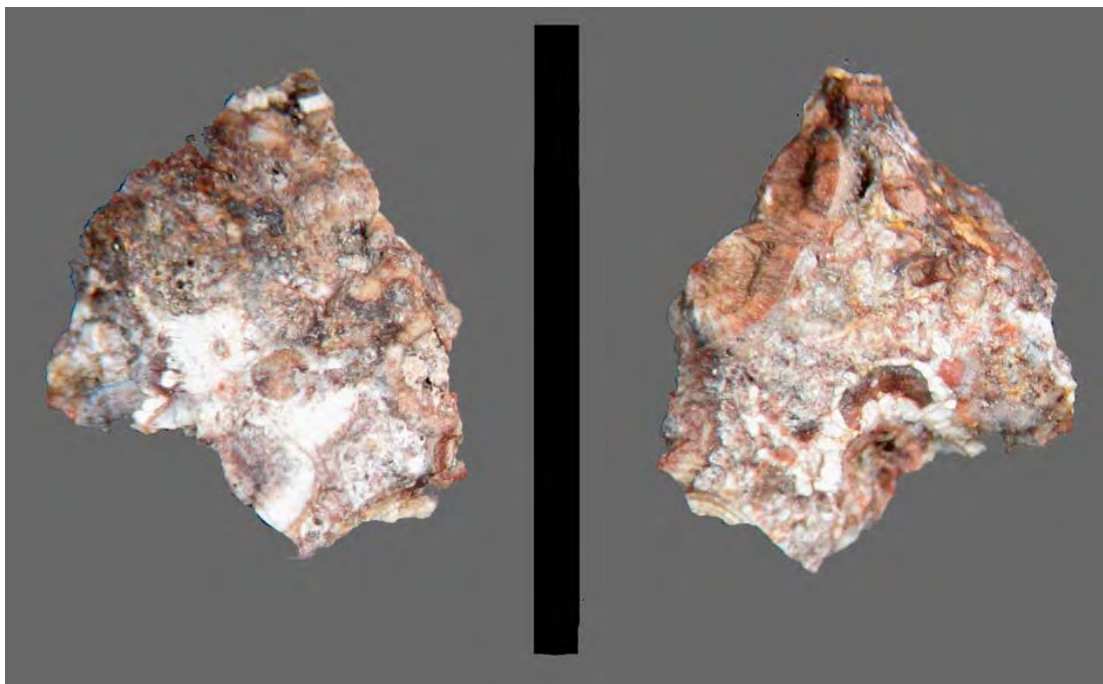


Figura 97. MPEF-Pv 3093, *Kaikaifilusaurus* sp. 1 de Huanimán, Chubut. Vértebra fragmentaria en vista anterior y posterior. Escala: 10 mm.

### 8.3. *Kaikaifilusaurus* en Tres Cerros, Chubut

---

Otra especie de *Kaikaifilusaurus* fue hallada en 2007 por un equipo dirigido por el Lic. José Luis Carballido, que lo determinó correctamente como material de esfenodóntidos, en la localidad de Tres cerros. Los materiales fueron hallados en rocas de la Formación Bayo Overo, del Subgrupo Cerro Barcino, Grupo Chubut, asignadas a un Cretácico Superior temprano (Cenomaniano).



Lepidosauria Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther 1867 (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988)

Sphenodontida Williston, 1925

Opisthodontia Apesteguía y Novas, 2003

Eilenodontinae Rasmussen y Callison, 1981

*Kaikaifilusaurus* sp.

**Material.** MPEF-Pv 3093, consistente en un cráneo incompleto con el lado izquierdo en mejor estado que el derecho.

**Localidad y Horizonte.** Rocas pertenecientes a la Formación Bayo Overo, del Subgrupo Cerro Barcino, Grupo Chubut, asignadas a un Cretácico Superior temprano (Cenomaniano), en la localidad de Tres Cerros, Chubut, Patagonia Central, Argentina. El espécimen fue hallado en areniscas fluviales.



Figura 98. *Kaikaifilusaurus* sp. Proveniente de Tres Cerros, Chubut. Escala: 10 mm.

**Descripción.** De los caracteres que diagnostican a *Kaikaifilusaurus*, se reconocen en el presente material los siguientes: hileras dentarias palatina y maxilar elongadas, rectas y

paralelas; dientes densamente agrupados, con crestas lingual y labial imbricadas; ausencia de regionalización dentaria y de caniniforme.

**Maxilar:** El maxilar de *Kaikaifilusaurus* sp.2 es robusto y alto, habiendo preservado muy bien su proceso ascendente, con un borde anterior desplazado del borde narial por el proceso posterodorsal del premaxilar, que se ha preservado también. El proceso ascendente, en lugar de ser vertical, tiende a desplazarse algo posteriormente en relación al desarrollo del premaxilar.

El gran foramen maxilar no se ha preservado, pero en cambio sí un foramen menor internado en el hueso pero sobre el ángulo lacrimal. Un foramen adicional en la parte posterior del maxilar, hacia la zona donde nacen los últimos dientes, sugiere la presencia de los forámenes medianos prejugales, vistos también en *K. avelasi*.

No ha preservado una franja de dentina secundaria importante, por lo que el hundimiento del maxilar sobre ella es mucho más suave que en otras especies.

La dentición del maxilar de *K. sp.2* es semejante a la de las otras especies excepto en que los dientes parecen ser un poco más puntiagudos, especialmente en el maxilar.

El ejemplar preservó en su lado izquierdo unos 12 dientes maxilares y 4 a 6 mandibulares. Dado que el espacio tras el último diente mandibular no se ha preservado intacto, no es posible decir si el ejemplar es un adulto. Sin embargo, dado que todos los ejemplares chubutenses son del mismo tamaño, es esperable que correspondan al tamaño adulto de esta especie.

Dado el tamaño y características generales de los especímenes de Chubut descritos, es muy posible que todos ellos correspondan a una misma entidad específica. Adicionalmente, si bien provienen de distintas localidades, es posible que ambas correspondan a los mismos niveles, a unos pocos kilómetros de distancia, y a la vez, sean estos niveles no muy distantes de los portadores de *Chubutisaurus insignis* (Del Corro, 1975).



## 9. KAIKAI FILUSAURUS AVELASI

### 9.1. LA BUITRERA

*La lluvia esta expectante, no cayó ni caerá;  
hereje sobre el desierto, helada sobre los yermos.  
La magia de la sed eterna y un lejano recuerdo húmedo,  
se aferra sólo de noche a los rodados de la estepa.  
Se dice que allí no hay magia, no existe porque no hay verde.  
¿Qué sabe el verde de magia? ¿Qué sabe el rico de hambre?*

*La vida en silencio bulle, la arena lame su escarcha,  
las nubes nocturnas lloran rocío antes del alba.  
Misterios de seca estampa, de bestias momificadas,  
de secretos en la noche, de agonía postergada.  
De arena lagos y arroyos, de arena ríos y fuentes,  
que ocultan celosos la vida, bajo una manta caliente.*

*¿Quién necesita la lluvia? ¿Quién necesita los ríos?  
si la noche da en su beso, siempre humedad y frío.  
¿Has visto a la luna roja, o amarilla por el agua?  
nunca así la vera el desierto, allí siempre está plateada ;  
y cuando el sol se retira, y deja al campo sin dueño,  
la noche brota e inventa, mundos de loco ensueño.*

Una campaña liderada por el postulante en 1999 en el marco del proyecto ANCP y T PID CT 01386 de Fernando E. Novas a afloramientos de las sedimentitas de la Formación Candeleros, Grupo Neuquén, Subgrupo Río Limay de edad Cenomaniana a Turoniana (Hugo y Leanza, 1999, Corbela *et al.*, 2004), aflorantes en la pendiente occidental de la planicie de Rentería, en el norte de la Provincia de Río Negro, permitieron el hallazgo de esqueletos completos de reptiles esfenodontes que representaron los primeros registros mundiales del grupo para el Cretácico Superior (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía, 2002c; Apesteguía y Novas, 2003).

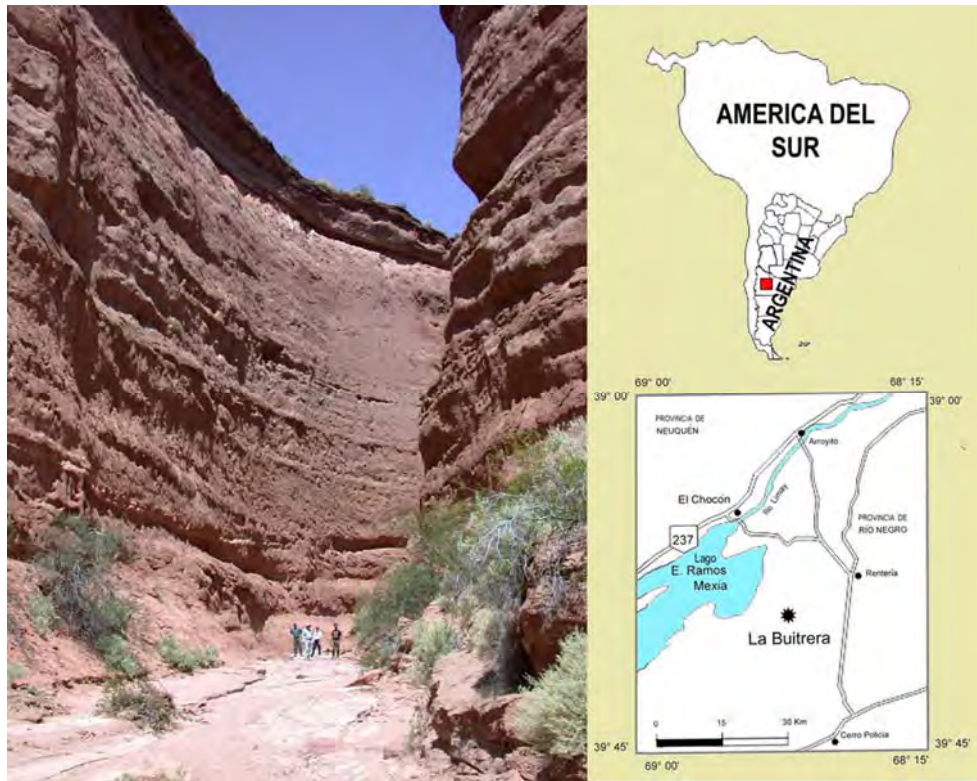


Figura 99. Mapa representando la posición geográfica de La Buitrera y paisaje del cañón.

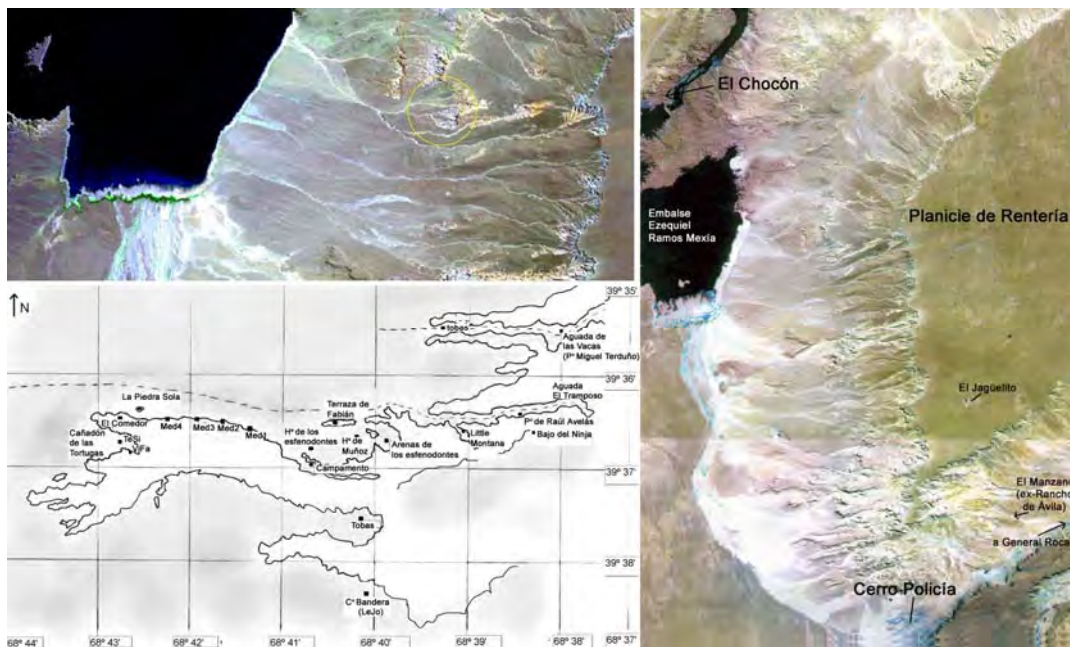


Figura 100. Imagen satelital mostrando la posición del afloramiento y mapa de las principales sublocalidades.





Figura 101. Imagen satelital mostrando las principales sublocalidades. Modificada de Google Earth 2005.

Campañas subsiguientes revelaron el enorme potencial fosilífero del afloramiento. Además de los esfenodontes fueron hallados nuevos dinosaurios (De Valais y Apesteguía, 2001; Gallina y Apesteguía, 2006; Makovicky *et al.*, 2005); nuevos cocodrilos Araripesuchidae (Apesteguía *et al.*, 2001; Pol y Apesteguía, 2001; Pol y Apesteguía, 2006), los registros de serpientes mas primitivas conocidas (Apesteguía *et al.*, 2001; Apesteguía y Zaher, 2006), además de aún inéditos mamíferos, anuros, quelonios y pterosaurios.



Figura 102. Algunos de los ejemplares colectados en La Buitrera. De izquierda a derecha; arriba, *Najash rionegrina*, parte del holotipo; *Kaikaifilusaurus avelasi* juvenil; diente de terópodo Carcharodontosauridae; al centro, dos cráneos de mamíferos driolestoides (en estudio); *Araripesuchus buitrraensis*; abajo, *Buitreraptor gonzalezorum*.

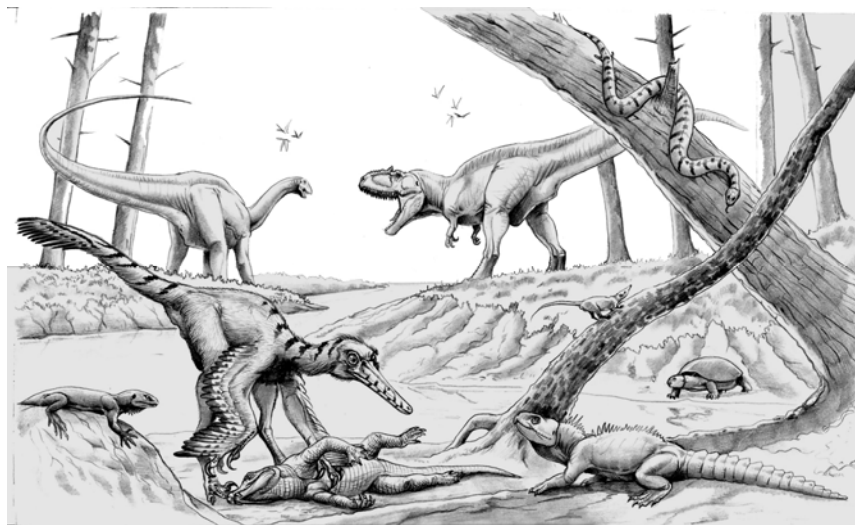


Figura 103. Reconstrucción de la fauna de La Buitrera por Jorge A. González

La Buitrera incluye los últimos 50 metros de la Formación Candeleros y el sector basal de la Formación Huincul, según la siguiente columna estratigráfica:

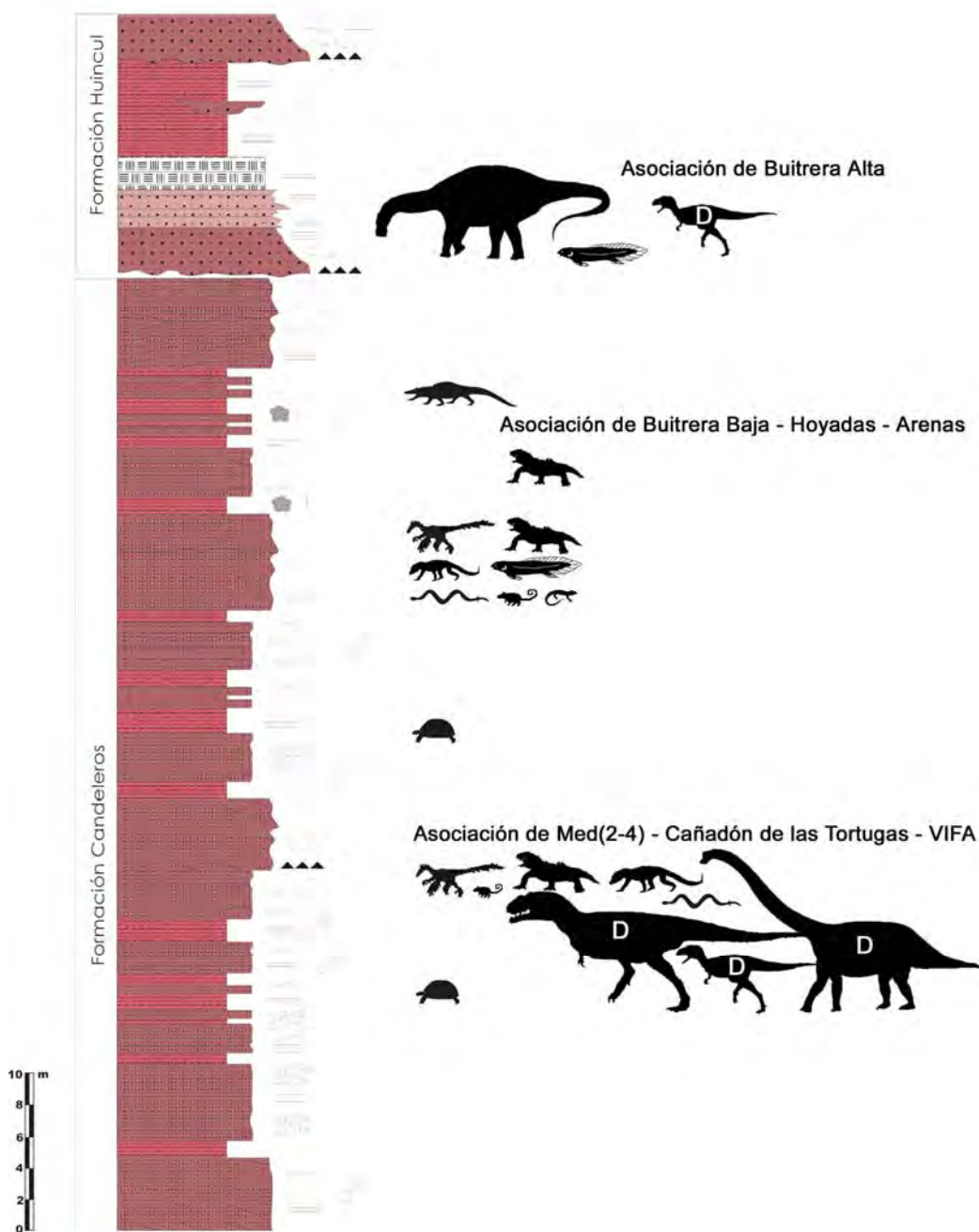


Figura 104. Columna estratigráfica de parte de las formaciones Candeleros y Huincul en la localidad de La Buitrera. Las sombras representan los taxones hallados. Los que presentan una letra “D” significa que sólo están representados por dientes aislados. Modificado de Garrido (inédito).

El rico yacimiento de donde provienen los muy abundantes materiales de esfenodontes (decenas de especímenes articulados y cientos desarticulados), con ejemplares de exquisita preservación histológica, en esqueletos muy completos que incluyen hasta sus falanges ungueales articuladas, en tres dimensiones y en estadios ontogenéticos diversos.

Esta inusual fuente de información anatómica permite la realización de estudios muy completos, al punto que muchas de las estructuras aquí observadas no han podido ser comparadas con materiales de otras regiones ya que no poseían los elementos preservados.

**Aspectos tafonómicos e icnológicos:** En la localidad de “La Buitrera”, los numerosos taxones de micro y mesovertebrados colectados se hallan contenidos en una sucesión de sedimentos fluviales y paleosuelos asociados. Los restos óseos, tal como ocurre con los huesos presentes en la Formación Maevarano (Roberts *et al.*, 2007), muestran numerosos icnofósiles de alimentación.

Esto, combinado con la presencia de paleosuelos, permite definir condiciones de exposición subaérea. Adicionalmente, la presencia de motas férricas como principal rasgo en los niveles edafizados, y la escasa horizontación, sugieren paleosuelos inmaduros sujetos a frecuentes inundaciones.

Se han observado dos modos tafonómicos predominantes: 1) ejemplares bien articulados, en rocas rojas representando paleosuelos inmaduros de albardones con laminación convoluta (saturación ácuea) y 2) ejemplares desarticulados en rocas amarillentas representando depósitos de barras de acreción lateral o topes de point bars, donde se evidencian los agentes subaéreos (Apesteguía *et al.*, 2007b).

Si bien el tipo de preservación dificulta la recuperación del material en posición tanática, el hallazgo frecuente de material craneano con el techo alostósico fuertemente erosionado o, en otros casos, con los cráneos seccionados transversalmente, es notorio.





Figura 105. Huesos de *Kaikaifilusaurus avelasi* mostrando numerosas marcas de alimentación generadas presumiblemente por larvas de insectos y tetrápodos diversos (De Valais y Apesteguía, en prep.).



Figura 106. *K. avelasi*. MPCA 306 antes de su preparación mostrando el techo craneano erosionado. Escala: 50 mm.

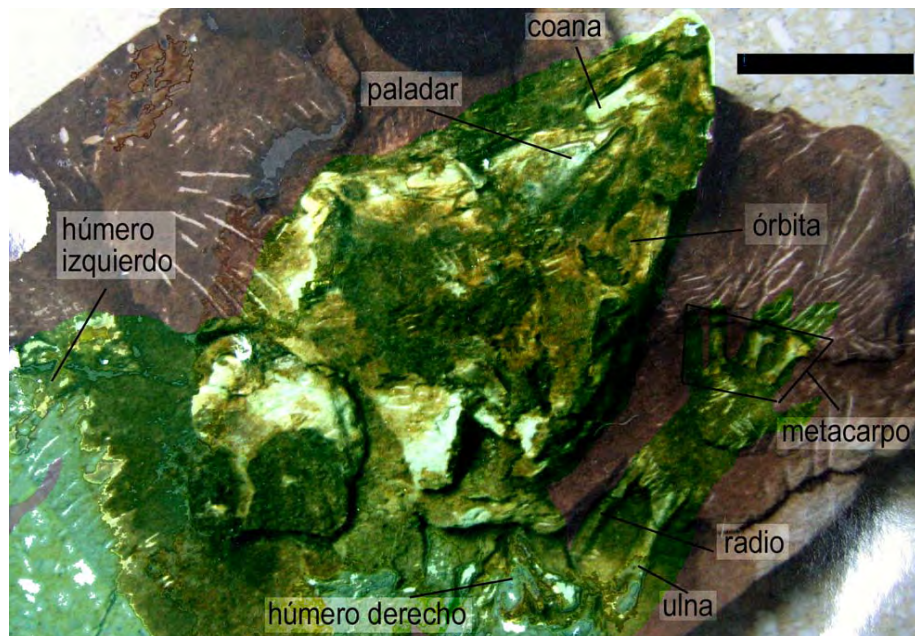


Figura 107. *K. avelasi*. MPCA 306 en vista dorsal con los elementos del cuerpo señalados. La sombra mostrando el contorno del cuerpo es artificial. Escala: 50 mm.

La obtención de postcraneos articulados en buen estado de preservación incluidos en la roca en una posición oblicua a vertical, con la cola hacia el interior de la roca, recuerda la posición de algunos especímenes hallados en el desierto de Gobi



(Mongolia) (Dashzeveg *et al.*, 1995), considerados como parte de una tafocenosis de escape.

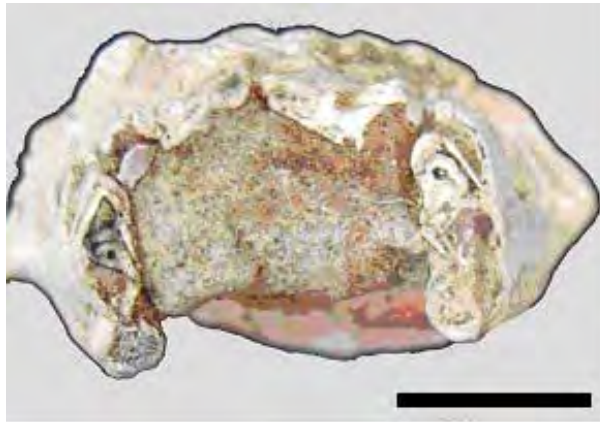


Figura 108. *K. avelasi*. MPCA 315. Esqueleto articulado en vista anterior mostrando el característico seccionamiento de parte del cráneo y las mandíbulas propio de especímenes en posición subvertical. Escala: 10 mm.

En ella se observan animales, cubiertos por sedimentos depositados durante un evento catastrófico, intentando escapar hacia arriba. Dado que el hallazgo no corresponde a una capa única sino a al menos cuatro, puede deducirse cierta ciclicidad en los eventos catastróficos.

**Edad:** Tras haber sido observada por Wichmann (1934), una toba fue localizada en el área del Cerro Policía (Río Negro).



Figura 109. Cerro Policía, Río Negro. La flecha muestra el nivel de la toba. En la base misma del cerro, en la zona bajo la flecha, el autor halló materiales de *K. avelasi*.

Hugo y Leanza (2001) la situaron sobre la parte inferior de la Formación Huincul, unos 16 m por encima del límite Huincul - Candeleros. La capa pudo ser rastreada a lo largo de 10 km al norte de Cerro Policía, incluyendo las localidades fosilíferas de Aguada de las Vacas (S 39° 35' - W 68° 37'), Bajo del Ninja (S 39° 38' - W 68° 40'), La Piedra Sola (S 39° 36' - W 68° 43') y La Buitrera (S 39° 33' - W 68° 45'). La toba fue interpretada por Corbella et al (2004) como un depósito piroclástico distal de hasta 2,8 metros de espesor.





Figura 110. Fotos del depósito tobáceo en La Buitrera, mostrando la continuidad areal del depósito (arriba) confirmada desde el aire por el Dr. Hugo Corbella y las zonas de máximo espesor (abajo), en las que el depósito excede los 2 metros.

La composición incluye materiales piroclásticos ácidos, con abundante vidrio aunque bastante alteradas en ceolitas (serie heulandita - clinoptilolita), cristoloclastos de feldespatos alcalinos, escasos minerales ferromagnéticos, pequeños cristales de óxidos de Fe-Ti, rutilo y circones. Según Corbella *et al.* (2004), la estructura de la toba es localmente compacta, aunque cierta removilización local es evidenciada por cierto grado distorsionado de laminación.

Los niveles basales contienen densas bioturbaciones de tipo *endichnia* de hasta 2 cm de diámetro.



Figura 111. Icnofósiles tipo *Endichnia* registrados en la base del nivel tobáceo, lo que está en concordancia con la interpretación del depósito como de caída en un cuerpo de agua léntico (Corbella *et al.*, 2004).

La muestra a datar fue obtenida en Aguada de Las Vacas. Los circones seleccionados fueron datados por método de trazas de fisión en el Instituto Geotrack de Melbourne, Australia. Las edades obtenidas fueron determinadas de 20 granos de circón elegidos de un concentrado de cristales que incluye granos sin color, euhedrales y elongados, de unos 250x100 micrones.

La distribución de edades publicada por Corbella et al (2004) muestra cuatro grupos siguientes (error estimado en  $\pm 1\sigma$ )  $50.5 \pm 8.8$  Ma (1 grano);  $88.0 \pm 3.9$  Ma (14

granos);  $157.4 \pm 17.7$  Ma (2 granos);  $271.0 \pm 32.0$  (3 granos), por lo que los autores dieron por válido al segundo grupo, lo que además coincidía aproximadamente con la edad establecida para el episodio de volcanismo.

La calidad de los datos es alta y muy confiable. Sin embargo, el estudio de trazas de fisión sobre material alterado no estaría proveyendo el dato del volcanismo primario sino de la acumulación posterior (C. Cingolani, com.pers.).

De esto resulta que el dato de  $88.0 \pm 3.9$  Ma considerado por Corbella *et al.* (2004) estaría infravalorado y la edad de depositación de la toba correspondería a varios millones de años antes, más de acuerdo con las estimaciones previas (Hugo y Leanza, 2001).

Para la determinación de edades se ha utilizado la carta estratigráfica de la International Union of Geological Sciences (Remane, 2000).

## 9.2. SISTEMÁTICA

---

*Kaikaiifilusaurus avelasi* (Apesteguía y Novas 2003)

**Holotipo.** MPCA 300 (Museo Carlos Ameghino, Cipolletti, Río Negro, Argentina), consistente en un esqueleto adulto parcialmente articulado (Figura 112 y 113).

**Etimología.** *avelasi*, por Raúl Avelás, dueño del campo en que fueron hallados los restos fosiles.

**Localidad y Horizonte.** Capas superiores de la Formación Candeleros (Cenomaniano-Turoniano) (Hugo y Leanza, 1999; Corbella *et al.*, 2004), ‘La Buitrera’, Cerro Policía, Río Negro, NO Patagonia, Argentina. Los especímenes fueron hallados en areniscas fluviales, en asociación con serpientes, tortugas, cocodriliformes araripesúquidos, dinosaurios terópodos y saurópodos, mamíferos y dipnoos (De Valais y Apesteguía, 2001; Apesteguía *et al.*, 2001; Pol y Apesteguía, 2001).

**Material adicional.** El presente estudio se basa en el holotipo así como en los siguientes especímenes: MPCA 301, esqueleto juvenil incompleto; MPCA 302, restos postcraneos aislados y MPCA 303, esqueleto adulto parcialmente articulado.

Adicionalmente, se han incorporado importantes materiales recientemente preparados, conformando un corpus informativo de gran relevancia. Decenas de especímenes no catalogados, incluyendo elementos aislados y esqueletos completos que se hallan en preparación.

**Diagnosis original.** *Priosphenodon avelasi*, difiere de otros esfenodontes en la siguiente combinación de caracteres: esqueleto robusto con tamaño adulto de hasta 1 m de longitud; pico agudo único en el extremo rostral del cráneo; nasales abovedados; frontales rostralmente rectos; yugales profundos dorsoventralmente; fenestra suborbital cerrada por los ectopterigoides, que presentan una orientación transversal; hileras dentarias palatina y maxilar elongadas, rectas y paralelas; techo palatal angosto; dientes densamente agrupados, con crestas lingual y labial imbricadas; ausencia de regionalización dentaria y de caniniforme; falanges ungueales distalmente expandidas.

**Diagnosis enmendada.** *Kaikaifilusaurus avelasi* difiere de otros esfenodontes en la siguiente combinación de caracteres: esqueleto robusto con tamaño adulto de más de 1 m de longitud (cráneo adulto de 150 mm; dentarios adultos con más de 70 mm entre la sínfisis y el proceso coronoideo); pico agudo único en el extremo rostral del cráneo; nasales abovedados; frontales rostralmente rectos; yugales profundos dorsoventralmente; fenestra suborbital cerrada por los ectopterigoides, que presentan una orientación transversal; región sinfisial del dentario continua (no seccionada); espolón sinfisial de dirección subhorizontal; contacto triple entre prefrontales, frontales y nasales transversal al eje mayor del cráneo, foramen parietal ubicado sobre el límite entre frontales y parietales, siendo compartido por ambos huesos, postfrontal reducido garantizando el pleno contacto entre postorbital y frontal, postfrontal queda excluido del borde de la fenestra supratemporal, fenestra supratemporal de forma triangular, con el lado externo más largo que los demás; prefrontal en forma de moño, con angostamiento central coincidente con la arista posterolateral del nasal, proceso nasal del premaxilar de extremo cuadrado, cavidad interpterigoidea adulta unas seis veces menor al resto de paladar ante ella (consecuencia de la fuerte peramorfosis de este taxón); techo palatal angosto; hileras dentarias palatina y maxilar elongadas, rectas y paralelas; articular con proceso retroarticular de dirección posterodorsal en gancho, dentario con su cara ventral suavemente ornamentada con líneas paralelas; falanges ungueales con base distalmente expandida.

**Nota taxonómica.** La comparación de *Priosphenodon avelasi* con los ejemplares descritos por Simón y Kellner muestran que se trata de de una misma entidad genérica, con diferencias morfológicas sutiles y de tamaño adulto que este autor atribuye a variaciones de grado específico, tal vez relacionadas al distinto ambiente en el que vivían (Canale *et al.*, 2007). El género *Priosphenodon* Apesteguía y Novas 2003 es sinónimo junior de *Kaikaifilusaurus* Simon y Kellner, 2003.

Esta sinonimia fue sugerida en 2004 por Martinelli y Forasiepi y publicada recientemente por Albino (2007). A pesar de que ambos autores consideran una sinonimia total, del análisis aquí realizado surge que la sinonimia es sólo genérica, no específica. Adicionalmente, es importante destacar que ninguno de los citados investigadores vio el material en cuestión.

### 9.3. OSTEOLOGÍA.

---

#### 9.3.1. CRÁNEO

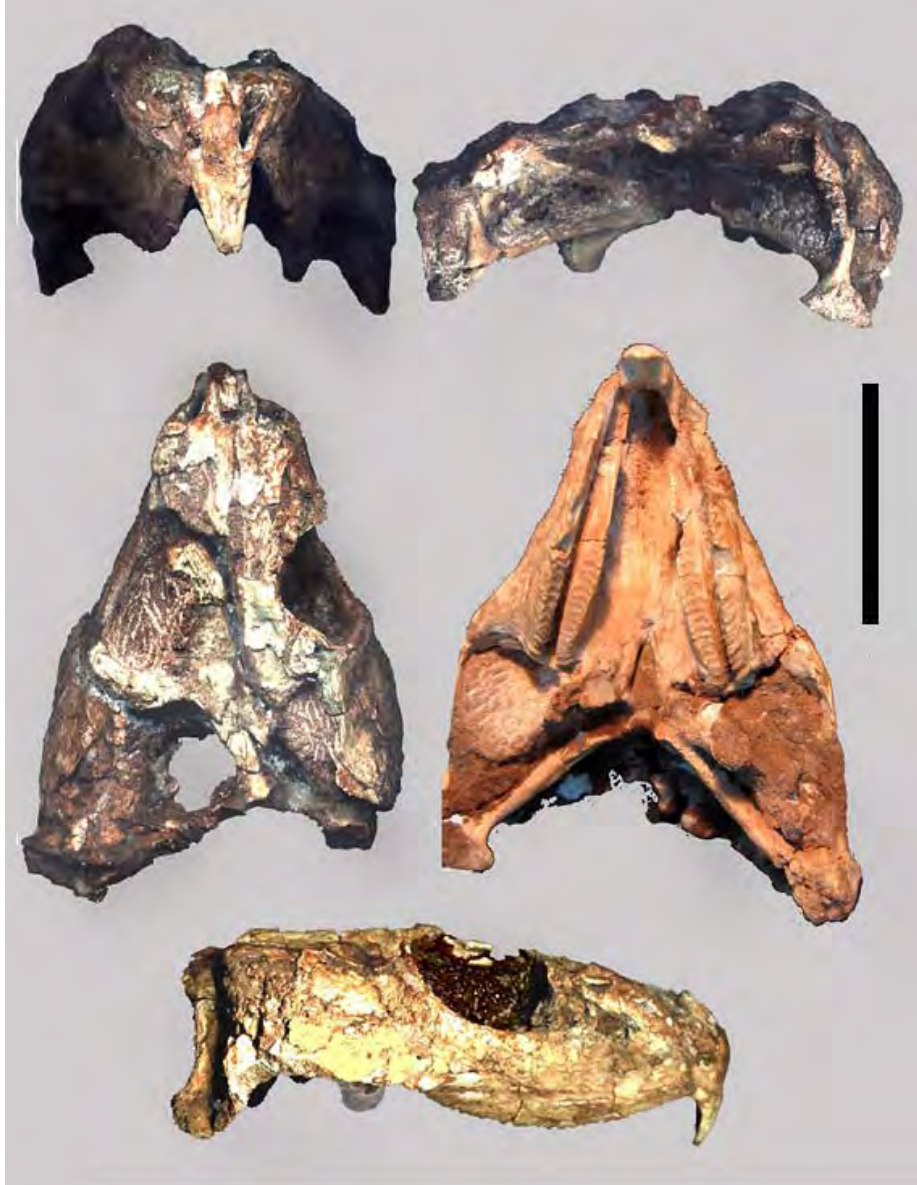


Figura 112. *Kaikaifilusaurus avelasi*, MPCA 300, holotipo, en vista anterior (arriba, izquierda), posterior (arriba, derecha), dorsal (centro, izquierda), ventral (centro, derecha) y lateral derecha (abajo). Escala: 50 mm.

El cráneo de *Kaikaifilusaurus* es alto y robusto, amplio y de forma triangular en vista dorsal, de un contorno semejante al de los clevosaurios, y difiriendo así de otras

formas de cráneos más angostos como la forma basal *Gephyrosaurus*, los pleurosaurios marinos y el mismo *Sphenodon*. Tiene su punto más ancho a la altura de la mitad del recorrido de las fenestras supratemporales, de acuerdo con la abultada forma de los yugales. El cráneo culmina anteriormente en un pico agudo conformado por la fusión de los premaxilares y los dientes que este hueso porta, tal como lo evidencia la capa de esmalte visible sobre la superficie anterior del pico.

Dividiendo el cráneo en una región anteorbital y postorbital o temporal puede observarse con claridad cierto equilibrio entre ambas, a diferencia de lo que ocurre con algunos esfenodontes cuya región anteorbital es muy corta, como los clevosaurios *Polysphenodon* y *Brachyrhinodon* o los del Triásico de Brasil (e.g., Bonaparte y Sues, 2006) o del saurosauro *Ankylosphenodon* donde la región postorbital es larga (Reynoso, 2000) como en clevosaurios (Wu, 1994); en los derivados pleurosaurios marinos, sin embargo, la región anterorbital se extiende notablemente. La decisión de cuál es la región extendida y cuál la acortada puede hacerse en virtud de la elongación relativa de los huesos implicados o la relación con el diámetro orbital.

La región orbital es grande, como ocurre en otros esfenodóntidos y tanto pre- como postfrontales se muestran profusamente ornamentados, una condición compartida con *Eilenodon robustus* (Los Ángeles County Museum, LACM 120462), del Jurásico Superior de América del Norte.

En *Kaikaiifilusaurus*, la extensión del rostro se relaciona a un importante desarrollo del maxilar y el nasal, mientras que en *Palaeopleurosaurus*, que mantiene una proporción general semejante, se basa en la extensión horizontal de las narinas. En el esfenodóntido marino el proceso premaxilar del maxilar está tan extendido como el proceso yugal, mientras que en *Kaikaiifilusaurus* es muy reducido.

La fenestra supratemporal de *Kaikaiifilusaurus avelasi* es de forma triangular, con el lado externo más largo que los demás. En las formas juveniles se ve más redondeada, como en los clevosaurios, difiriendo notablemente de las enormes ventanas cuadrangulares de *Sphenodon punctatus* o de las ovaladas de los pleurosaurios (Carroll, 1985a,b; Carroll y Wild, 1994). Como en *Palaeopleurosaurus*, el borde lateral de la fenestra supratemporal está formado principalmente por el postorbital, que al ser muy extendido posteriormente limita el acceso del escamoso al rincón posterior de la fenestra. Ésto está relacionado al gran desarrollo del postorbital.



	región postorbital /cráneo	zona de inserción de aductores/ mandíbula	ancho del ala pterigoidea/fenestra subtemporal
<i>Youngina</i>	28,7	38,8	56,7
<i>Ctenosaura</i>	32,5	41,3	-
<i>Gephyrosaurus</i>	34,9	35,0	50,6
<i>Diphydontosaurus</i>	30,4	33,3	50,1
<i>Planocephalosaurus</i>	30,6	42,5	41,4
<i>Palaeopleurosaurus</i>	40,7	39,5	41,7
<i>Brachyrhinodon</i>	48,1	47,4	45,7
<i>Clevosaurus hudsoni</i>	40,9	44,7	45,9
<i>Clevosaurus wangi</i>	41,0	42,5	40,4
<i>Clevosaurus mcgilli</i>	40,1	40,5	43,0
<i>Clevosaurus bairdi</i>	40,2	44,8	-
<i>Homoeosaurus</i>	28,5	38,2	39,7
<i>Sphenodon</i>	41,5	45,3	37,7
<i>Kaikaifilusaurus</i>	38,6	41,1	48

Tabla 4. Relaciones entre las partes craneanas multiplicadas por 100 con el fin de evaluar proporciones generales. La región postorbital está medida entre el fin de la órbita y el borde posterolateral del escamoso; el largo craneano del hocico al extremo posterolateral del escamoso; la zona inserción de los aductores se mide entre el borde anterior del proceso coronoideo al margen posterior de la fosa articular; el largo mandibular entre la sínfisis y el borde posterior de la fosa articular; para el ancho del ala pterigoidea ver C y la medida de la fosa subtemporal es el promedio entre el largo máximo (A) y el ancho de la fenestra subtemporal (B). Modificado de Wu (2003).

El tamaño relativo de las fenestras supratemporales es un carácter que varía de acuerdo al estadio ontogenético. Por ello, a pesar de que un carácter propio de los esfenodóntidos es la presencia de una fenestra supratemporal con un diámetro mayor a  $\frac{1}{4}$  del largo craneano, esto debe ser considerado en un contexto ontogenético. En el caso de *Kaikaifilusaurus*, un taxón claramente peramórfico, el tamaño de las fenestras es proporcionalmente pequeño.



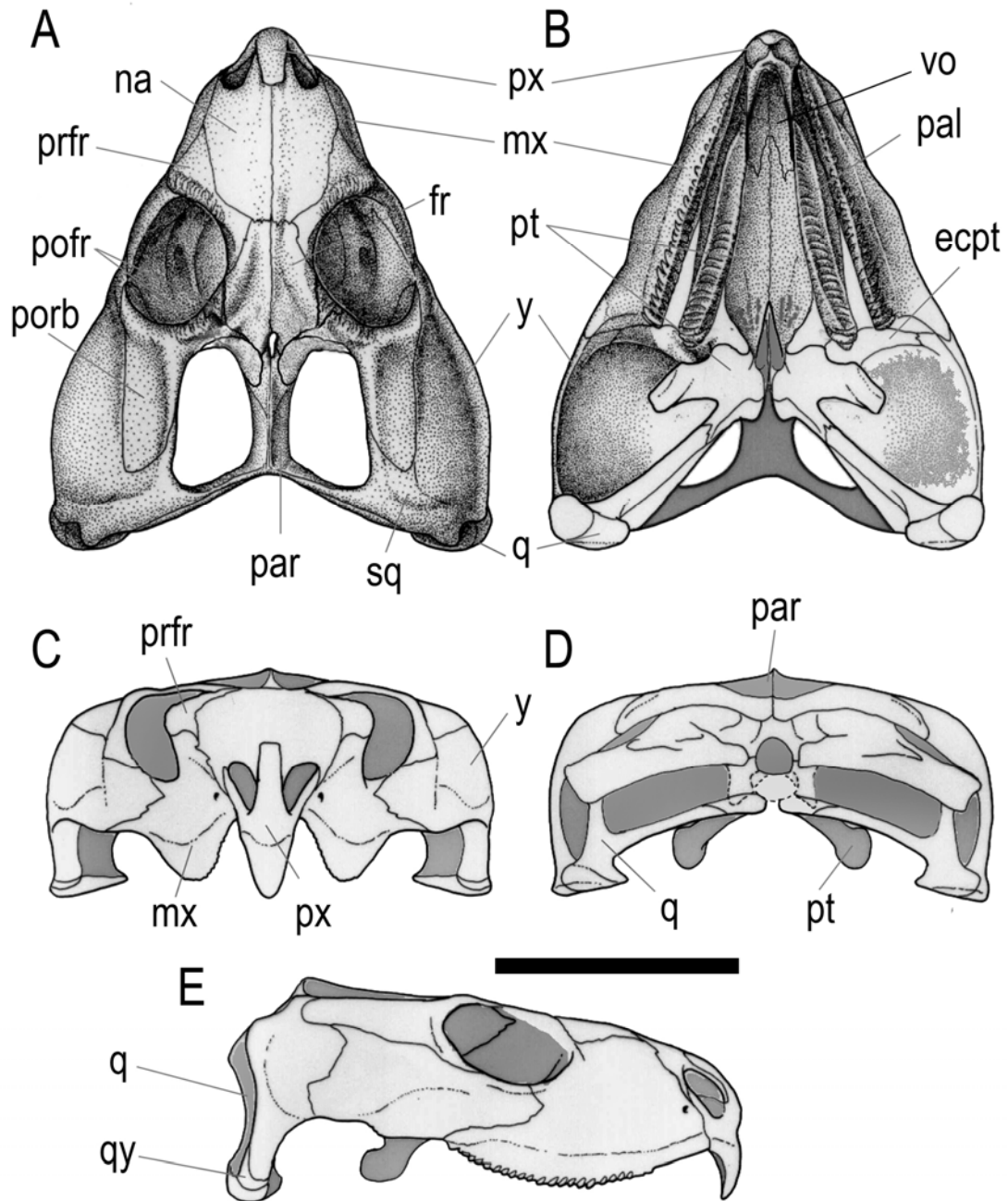


Figura 113. *Kaikaifilusaurus avelasi*, MPCA 300, holotipo, dibujo en vista dorsal (A), ventral (B), anterior (C), posterior (D) y lateral derecha (E). Escala: 50 mm.

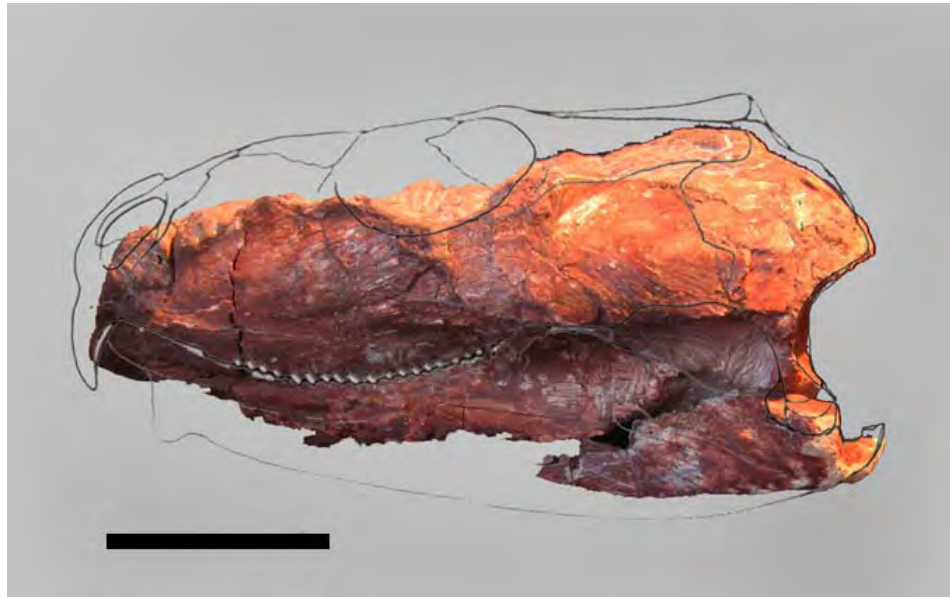


Figura 114. *Kaikaifilusaurus avelasi*, MPCA 303. Este ejemplar, en el que el escamoso se ha preservado mejor que en el holotipo, muestra más correctamente el contorno de la región timpánica. Escala: 50 mm.

El desarrollo de la región temporal en *Kaikaifilusaurus* se basa en la extensión equivalente del postorbital y el yugal, cuyo desarrollo es único en lepidosaurios; en *Palaeopleurosaurus* el yugal, mucho menor que el postorbital, sólo llega hasta la altura del foramen mandibular y la mitad del recorrido de la fenestra temporal inferior. En las formas basales como *Diphydontosaurus* y *Gephyrosaurus* la región temporal es corta, de aproximadamente un tercio del cráneo, lo que indica un centro de origen bastante posterior para los músculos aductores mandibulares (ver 9.4).

El yugal es muy profundo dorsoventralmente, y carece de la bifurcación caudal típica presente en la mayoría de los esfenodontes (e.g., *Gephyrosaurus*, *Clevosaurus hudsoni*, *Sphenodon punctatus*), formando así una alta barra supratemporal. Esta novedosa morfología de la región temporal provee un área expandida donde se inserta la musculatura aductora. En *Homoeosaurus* puede observarse una estructura superficialmente comparable.

La cresta parietal es angosta, como en esfenodontes derivados (e.g., *Sphenodon*, *Zapatadon*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus*), difiriendo de las tablas anchas como las de *Polysphenodon*, *Clevosaurus wangi* y *Homoeosaurus maximilliani*. Si bien la condición euriparietal parece ser plesiomórfica, es posible que la condición estenoparietal sea apomórfica.

El plano posterior es de una angulación marcada ya que muchas formas difieren visiblemente en este carácter. Otros esfenodontes con una marcada angulación del plano posterior son los clevosaurios, en especial los sudamericanos y *Sphenodon*.

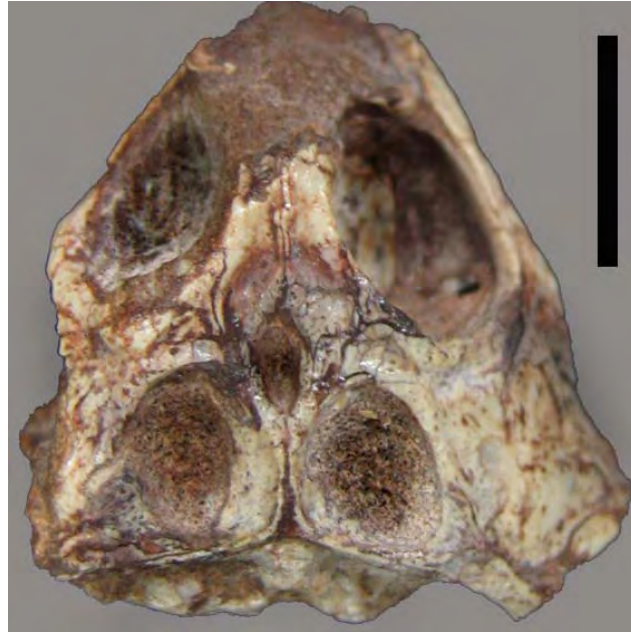


Figura 115. *K. avelasi*, MPCA 313 (juvenil) en vista dorsal exhibiendo las órbitas y las grandes fenestras supratemporales separadas por la cresta parietal y el foramen parietal. Nótese la cavidad en los frontales rodeando el foramen parietal, evidencia de su cierre reciente, así como la cavidad en el dorso del postorbital, un caracter ausente en las formas adultas de *K. avelasi* y presente en *Sphenodon punctatus*, probablemente como caracter neomórfico. Escala 10 mm.

### Techo Craneano

A diferencia de otros esfenodontes como las formas basales (e.g., *Gephyrosaurus*, *Clevosaurus*) o neomórficas (*Sphenodon*), donde los cráneos son redondeados y abultados y las formas marinas muy derivadas como los pleurosaurios, donde el cráneo es muy alargado y se aguza rostralmente, el techo craneano de *K. avelasi* es chato y conserva un parecido superficial en vista lateral con el de los roedores caviomorfos.

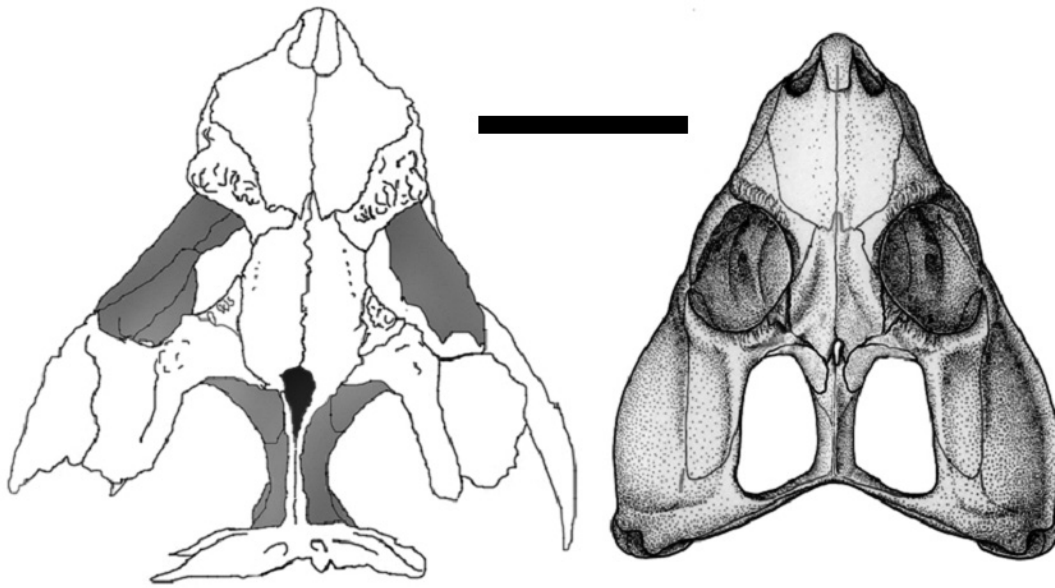


Figura 116. *Kaikaifilosaurus avelasi*. Techos craneanos de MPCA 305 y MPCA 300. No a escala, pero ambos son de EO  $\gamma$  (adultos). Escala 50 mm.

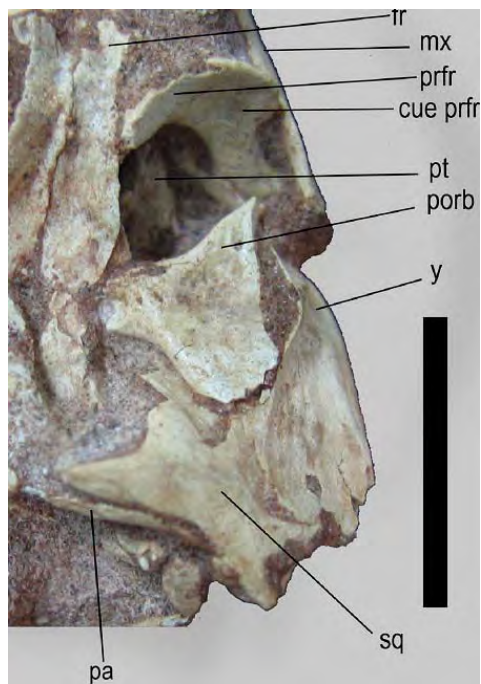


Figura 117. *Kaikaifilosaurus avelasi*. Techo craneano y región temporal de MPCA 301. EO  $\alpha$  (juvenil). Escala 10 mm.

**Premaxilar:** El premaxilar es un hueso par que forma el margen anteromedial del hocico y el margen medial de las narinas o naris externa (Rieppel, 1981; de Queiroz, 1987). Articula con el maxilar anterolateralmente y con los nasales posteriormente.

En los esfenodontes comprende dos ramas principales y una zona anteroventral dentada. Las ramas incluyen una región anterodorsal que en *Kaikaifilusaurus* forma un largo y angosto proceso nasal (Jollie, 1960), ascendente o medial (espina premaxilar de Cope, 1892 y Frost y Etheridge, 1989; proceso prenarial de Jollie, 1960), que se extiende entre los nasales, y una región posterodorsal (Wu, 1994) o lateral (Jones, 2006) que puede ser única, formando el proceso maxilar, lateral o posterior, o bífida, como se aprecia en *Clevosaurus hudsoni* (Fraser, 1988) y en *Kaikaifilusaurus avelasi*, tanto en MPCA 300 como en el juvenil MPCA 301.

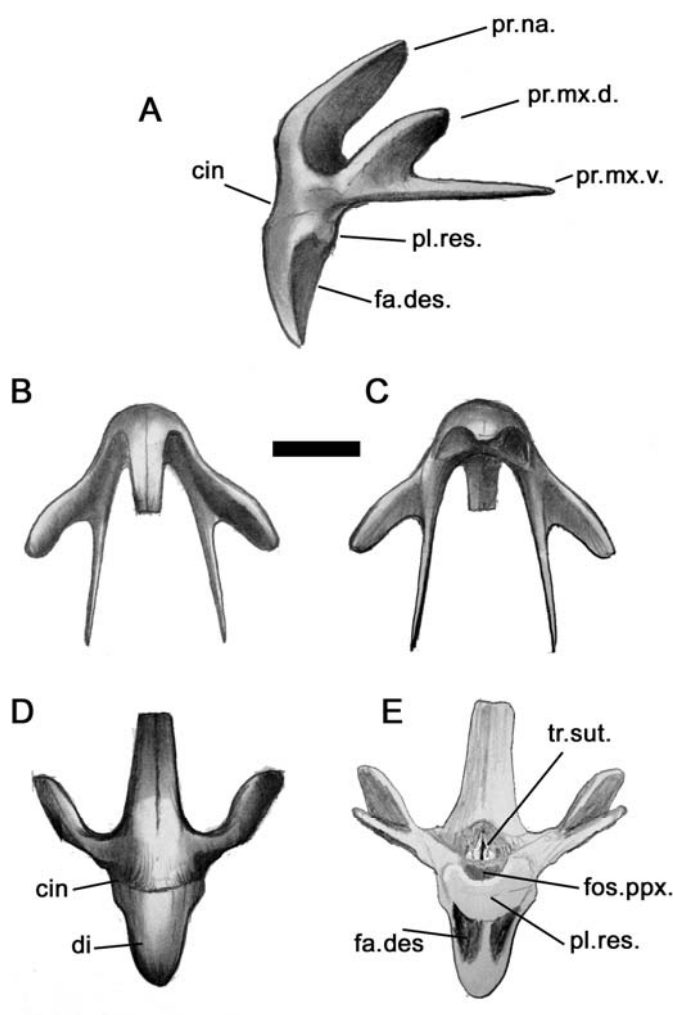


Figura 118. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Premaxilar en vista lateral izquierda (A), dorsal (B), ventral (C), anterior (D) y posterior (E). Escala: 10 mm.



Si bien originado como hueso par, el premaxilar de los ejemplares adultos de *Kaikaifilusaurus* se halla bien fusionado, formando un único pico terminal de imponente aspecto. Es destacable que la fusión en realidad ocurre ya en ejemplares muy jóvenes, aunque suele observarse una fina línea media sutural que se destaca en la parte media a terminal del proceso nasal y, en vista posterior, en el interior del triángulo sutural, una estructura de forma triangular seccionada en su parte media por un resabio de sutura aún abierto.

Por debajo de esta estructura se halla una fosa profunda, de forma crescéntica, la fosa postpremaxilar, que tal vez alojara en vida algún tipo de glándula, pero no parece ser correlacionable a una glándula nasal y no hay nada equivalente en lepidosaurios vivos. Tal vez sólo alojara la parte anterior del seno nasal.

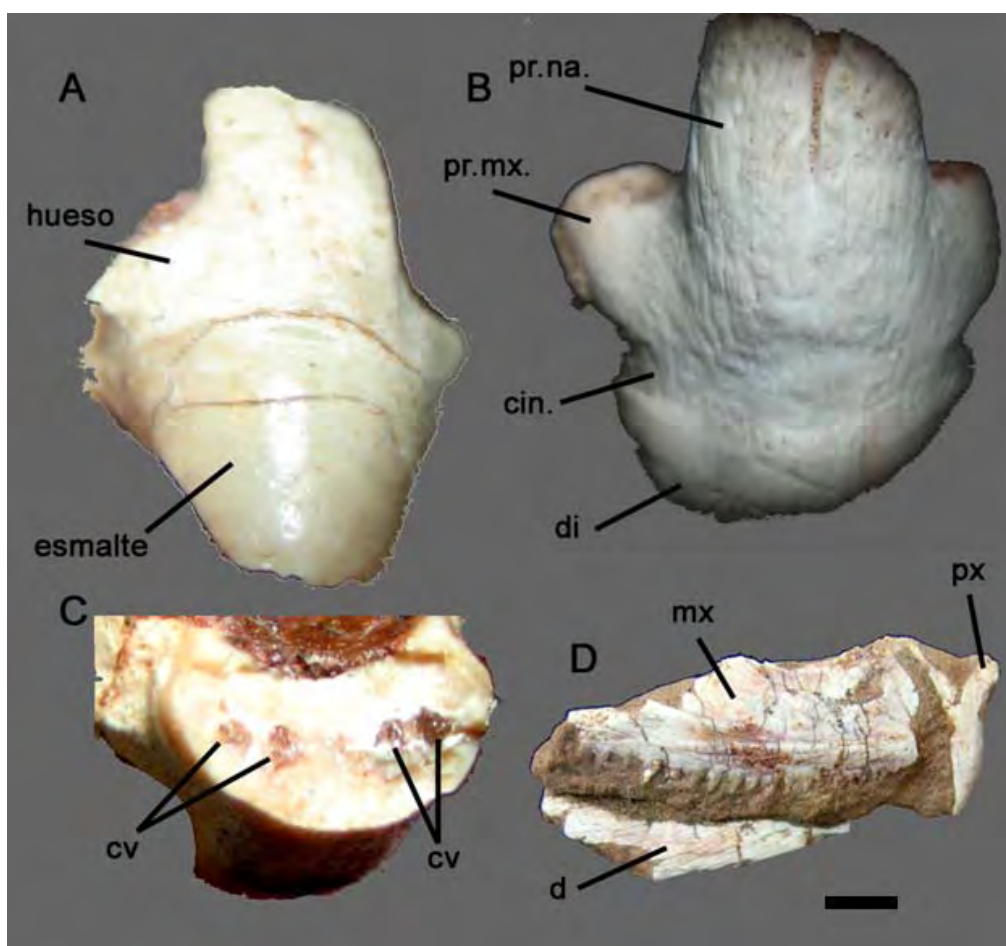


Figura 119. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Premaxilares. A, MPCA 301, espécimen juvenil (EO  $\alpha$ ), en vista anterior. B, MPCA 307, espécimen adulto, en vista anterior. C, MPCA

301 mostrando los canales vasculares pares propios de cada premaxilar individual; la línea de fusión ya es invisible, aun para un EO  $\alpha$ . D, MPCA 309, espécimen fragmentario mostrando la relación entre maxilar, premaxilar y dentario. La escala corresponde sólo a D. Escala: 2 mm (A, B y C); 10 mm (D).

Limitando a la fosa por su base, se halla la plataforma de resistencia, una elevada superficie ósea de altura homogénea que limita la zona de desgaste que efectúan los procesos terminales del dentario. En esta plataforma se encuentran rebordes de dentina que forman ondas y que, en algunos casos, se continúan ventralmente sobre la línea media de los premaxilares fusionados, sobre el área no gastada por los dentarios.

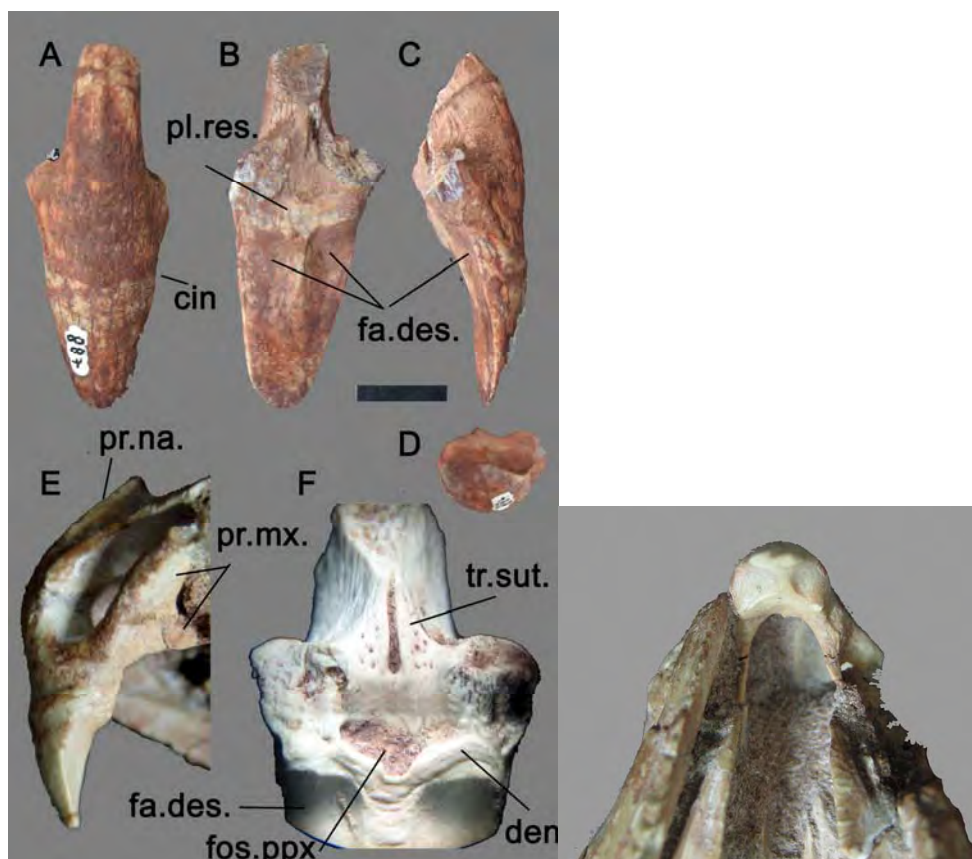


Figura 120. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Premaxilares. A-D, MPCA 310 (N° campo 887) en vista anterior (A), posterior (B), lateral derecha (C) y ventral (D), mostrando facetas de desgaste asimétricas con una tendencia hacia la derecha del portador. E, premaxilar del holotipo MPCA 300 mostrando la condición bífida del proceso maxilar. F, MPCA 307, en vista posterior, mostrando diversas estructuras. La escala representa 10 mm para

A-E y 5 mm para F. A la derecha, premaxilar del holotipo MPCA 300 en vista ventral mostrando los delicados procesos maxilares ventrales.

El pico es único y presenta los dientes soldados, presumiblemente uno por cada premaxilar. El esfenodóntido marino *Palaeopleurosaurus* posee también los premaxilares fusionados en un pico único. Sin duda, la fusión temprana de los premaxilares constituye un carácter de valor filogenético al menos para *Kaikaifilusaurus*, y seguramente a un nivel más amplio, lo que podrá evaluarse cuando se conozca material de juveniles de varios otros géneros de eilenodontinos. Sin embargo, del abundante material aislado de esfenodontes provenientes de la Formación Morrison, entre los que se halla indudablemente material de *Eilenodon*, no se ha recuperado ningún pico unificado, lo que parece evidenciar que no era ésta la condición en ese género jurásico sino, mas bien, una autapomorfía del género *Kaikaifilusaurus*.

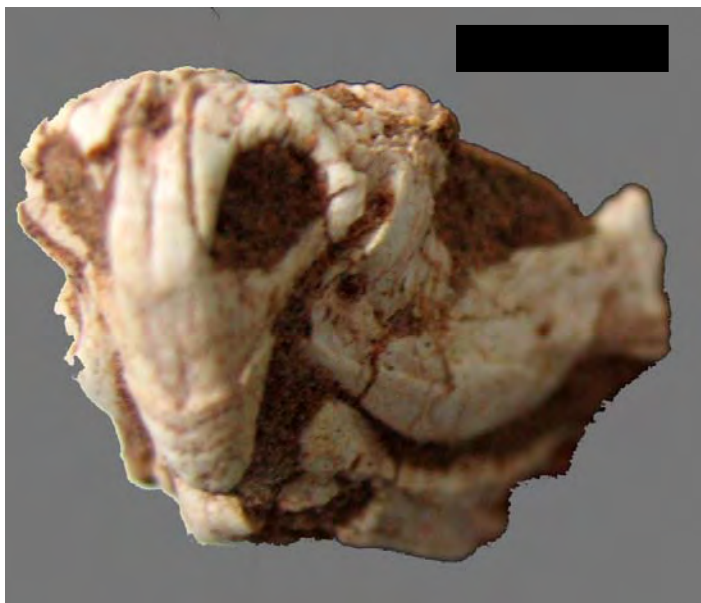


Figura 121. *Kaikaifilusaurus avelasi*, MPCA 316, juvenil EO $\beta$  mostrando el importante desarrollo de la región premaxilar y nasal anterior. Escala: 10 mm.

En esfenodóntidos basales, como *Clevosaurus*, el premaxilar porta tres o dos dientes subiguales (Fraser, 1988), aunque pueden estar reducidos a ninguno. Tanto en *Polysphenodon* como *Brachyrhinodon*, se observan dos dientes subiguales (Fraser y Benton, 1989).



A diferencia de ellos, en *Sphenodon*, si bien el premaxilar porta dos dientes, el medial es 1/3 mayor que el lateral. Con la edad, ambos dientes, triangulares, se fusionan en una estructura única que, en la zona de sutura entre ambos premaxilares, forma un pico afilado en forma de cincel (chisel-like).



Figura 122. *Sphenodon punctatus* mostrando los premaxilares separados en forma de cincel, aunque en algunos casos semejan agudos colmillos anteriores. Tomado de [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org). Escala: 10 mm.

En otro esfenodontino, como *Cynosphenodon*, la estructura es muy semejante, también conformada por dos dientes triangulares, siendo mayor el medial.

Como se aprecia en *Gephyrosaurus*, la estructura original del premaxilar de los esfenodontes no difiere demasiado de otros lepidosaurios generalizados, presentando un amplio arco de hueso con un esbelto proceso nasal y un gran número de dientes de pequeño tamaño. Tanto en *Planocephalosaurus* como algunas especies de clevosaurios

y el ejemplar juvenil que representa *Pamizinsaurus*, el premaxilar presenta tres o cuatro dientes, mientras que en formas más derivadas se reducen a dos o uno.

El margen lateral del premaxilar porta un corto proceso maxilar anterior, pero en *Clevosaurus* (Fraser, 1988), tal vez *Pamizinsaurus* (Reynoso, 1997), el saurosauro *Ankylosphenodon* y los opistodontes, el maxilar queda excluido del margen de la narina por un fuerte proceso posterodorsal. El premaxilar asignado a *Godavarisaurus*, del Jurásico Inferior de India, es profundo y su proceso nasal corto. Una gran ala lateral se extiende posterodorsalmente, sugiriendo que también en este taxón la participación del maxilar en el margen narial habría quedado limitada.

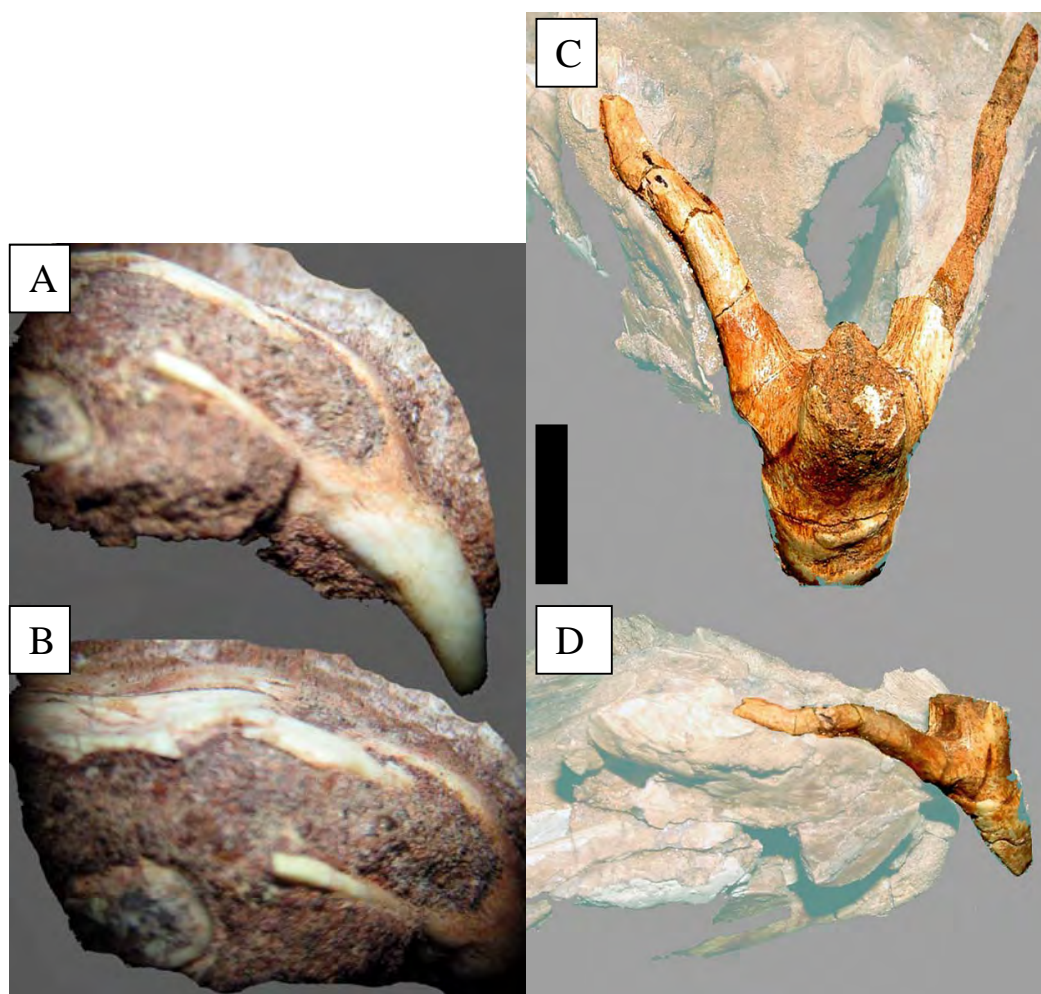


Figura 123. *K. avelasi*. MPCA 306 (izquierda). Región anterior de cráneo adulto en vista dorsal (A) y lateral derecha (B) cuyos nasales no se han preservado, mostrando la notable extensión de los procesos maxilares ventrales. MPCA 324. Premaxilar de esfenodóntido joven mostrando los procesos nasal y maxilar del premaxilar en vista lateral (C) y posterolateral (D). Escala: 10 mm (A y B); 5 mm (C y D).

Si bien este carácter fue considerado alguna vez como diagnóstico o propio de los clevosaurios (Fraser, 1988; Wu, 1994; Sues *et al.*, 1994; Sues y Reisz, 1995; Sällä, 2005), es evidente que su distribución es mucho más amplia, desarrollado paralelamente en los clevosaurios, los pleurosaurios y los eupropalinales. La amplia distribución filogenética de este estado de carácter denota su dificultosa homología. Sin duda convergente, el estado fue asociado por Jones (2006) a un refuerzo del extremo del hocico, ocurrido también en arcosauriomorfos, el lepidosauriomorfo *Kuehneosaurus* (e.g., Robinson, 1962) y en *Kaikiaifilusaurus*, donde representa una fijación más robusta del pico. Dicho refuerzo en la estructura es coherente con el desarrollo de un pico tan poderoso.

El premaxilar asignado a *Rebbanasaurus*, del Jurásico Inferior de la India, como el de *Planocephalosaurus*, es plesiomórfico estando formado por un largo y delgado proceso nasal y una pequeña ala lateral, pero con sólo tres dientes.

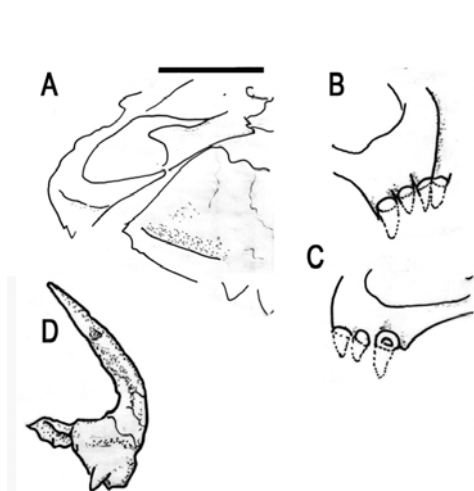


Figura 124. Premaxilares de *Opisthias* y otros eupropalinales para su comparación. A, 135531(cr2), ByC, 135531(cr2) y D, DNM 128274, esfenodóntido eupropalinal. Escala: 5 mm.

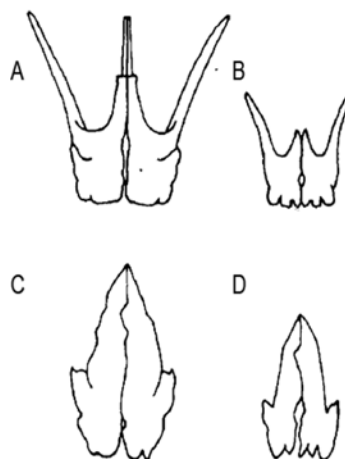


Figura 125. Premaxilares de *Sphenodon punctatus* adulto (A) y juvenil (B) y de *Clevosaurus hudsoni* adulto (C) y juvenil (D) en vistas frontales para su comparación. Modificado de Robinson (1973). Sin escala.

**Septomaxilar:** El septomaxilar es un hueso par que puede darse como elemento independiente en taxones vivientes (anuros, urodelos, *Sphenodon*, escamados, monotremas y xenartros), asociado al ducto nasolacrimal. Si bien se halla muy desarrollado en escamados, el septomaxilar de *Sphenodon* se halla limitado al margen posteroventral de la narina, sin extenderse al interior (Schauinsland, 1900; Howes and Swinnerton, 1901; Broom, 1906; Werner, 1962; Bellairs and Kamal, 1981).

La vomerolfación se halla reducida en varios amniotas como los esfenodóntidos, iguánidos, crocodílidos, aves, cetáceos, primates catarrinos y homínidos, mientras que es importante en lisanfibios, tortugas, escamados y muchos mamíferos. En *Kaikaifilusaurus* el septomaxilar no ha podido ser individualizado aún, pero dado que los vómeres presentan los procesos que contactan con los septomaxilares bien desarrollados, su presencia es altamente probable.

**Maxilar:** El maxilar de *Kaikaifilusaurus* es un hueso robusto y alto que ocupa casi toda la cara anterolateral del cráneo entre las órbitas y el hocico hasta la mitad del cráneo. Articula respectivamente en vista lateral con el premaxilar, probablemente el septomaxilar, nasal, prefrontal y yugal, mientras que en vista ventral lo hace con el premaxilar, palatino, pterigoides y ectopterigoides.

Se caracteriza por tres procesos principales: el proceso anterior o premaxilar, el proceso ascendente (o facial de Säilä, 2005) y el proceso yugal o posterior.

El proceso anterior o premaxilar es corto en *K. avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003), tal como en los clevosaurios (Fraser, 1988; Sues *et al.*, 1994), al menos los no asiáticos (Jones, 2006), lo que sin duda se relaciona al desarrollo del proceso maxilar del premaxilar. En el material asignado por Simpson (1926) a *Opisthias* no está claro, pero en el material del LACM como LACM B5534, LACM MN-7959-13, *Sigmala sigmala* y *Pelecymala robusta*, el proceso anterior está bien desarrollado, lo que los diferencia con claridad del linaje de los clevosaurios y, en el caso del esfenodóntido herbívoro *Pelecymala*, de los eilenodontinos. En el caso de *Opisthias*, el proceso es más bien una prolongación de la parte anterior del maxilar y no un proceso definido.

El proceso ascendente, casi vertical pero bajo en *K. avelasi*, difiere de los altos y verticales procesos ascendentes de *Sigmala* y *Pelecymala*, asemejándose más al de *Clevosaurus hudsoni*. El borde anterodorsal del proceso ascendente queda desplazado en este caso del borde narial por el proceso posterodorsal o lateral del premaxilar, por lo que, a diferencia de los no clevosaurios, el maxilar no forma el borde posteromedial de

la *naris externa*. De este modo, el proceso ascendente, en lugar de ser vertical, se desplaza posteriormente con relación al desarrollo del premaxilar.

En ejemplares donde el maxilar y el premaxilar se hallan separados, como en el ejemplar juvenil MPCA 302, puede observarse que en realidad el proceso ascendente del maxilar sigue casi vertical su desarrollo, con una faceta oblicua sobre la que se apoya el proceso posterodorsal del premaxilar. El proceso ascendente tiene una superficie convexa característica que contribuye a darle a la región preorbital un aspecto abultado. En este taxón, el importante desarrollo anteroposterior del proceso ascendente del maxilar es único. El proceso yugal del maxilar es muy alto, lo que se relaciona a la solidez del cráneo de *K. avelasi*.

Existe una amplia franja de dentina secundaria depositada en el margen lateral, por encima de la hilera dentaria, que se hace más importante en la parte anterior, por debajo del proceso ascendente. En esa misma región, por encima del “labio” de dentina, el maxilar se hunde notoriamente y la región de prefrontal y nasales queda, en contraposición, especialmente abultada. En general, en los esfenodontes la forma del maxilar es bastante variable en lo que respecta a las proporciones de los procesos premaxilar y yugal.

Presenta un foramen maxilar de gran tamaño (especialmente en juveniles) que se ubica hacia el nacimiento del proceso anterior, en la región anteroventral, pero a cierta distancia de los bordes, mayor del lado ventral que del anterior.

Lo siguen hacia atrás dos forámenes alveolares pequeños que en MPCA 301 se ubican uno tras otro y en MPCA 312 uno encima del otro, sobre la *pars facialis* del maxilar. El último foramen, mediano, se ubica a mitad de la órbita, ya sobre el nacimiento de la elevación que culmina en el proceso yugal.

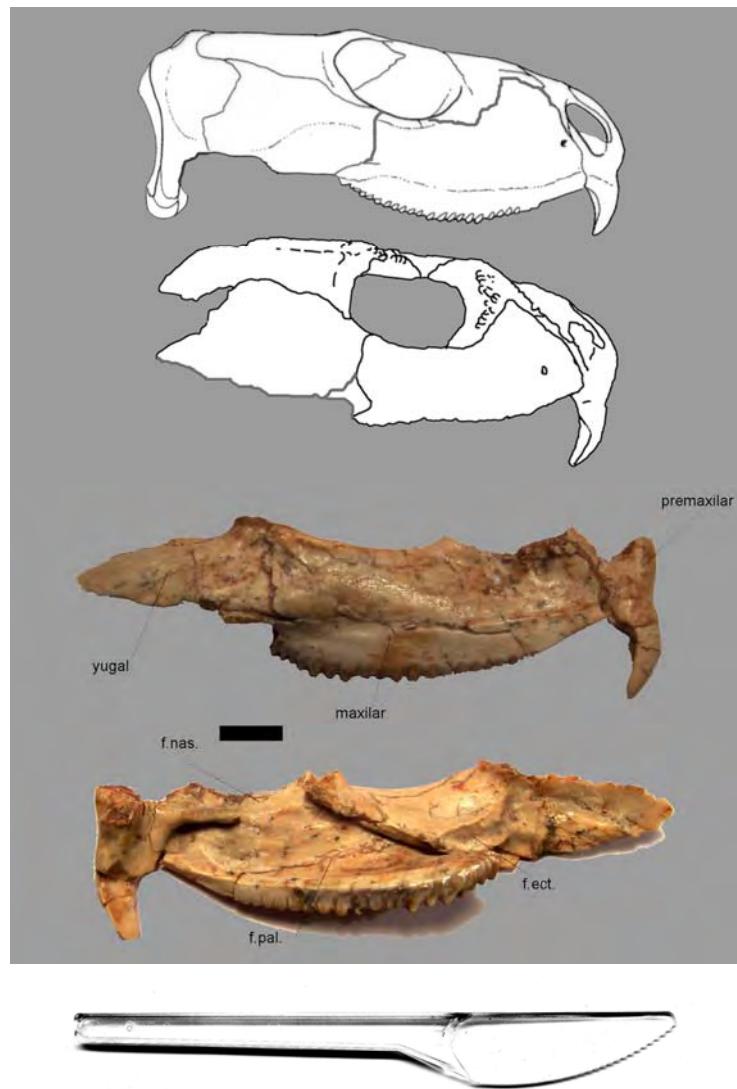


Figura 126. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Siluetas de los cráneos MPCA 300 y MPCA 305 mostrando la vista lateral de los maxilares. Abajo, vista lateral y medial de MPCA 305 para evidenciar las relaciones articulares entre maxilar, premaxilar y yugal. El palatino y el ectopterigoides no están presentes. Abajo, cuchillo de plástico comercial mostrando una optimización de la forma de la estructura semejante a la del maxilar de *Kaikaifilusaurus* que, con el brazo de palanca adecuado, permite prescindir incluso de la dureza del material. Escala (sólo válida para las dos imágenes inferiores): 10 mm.

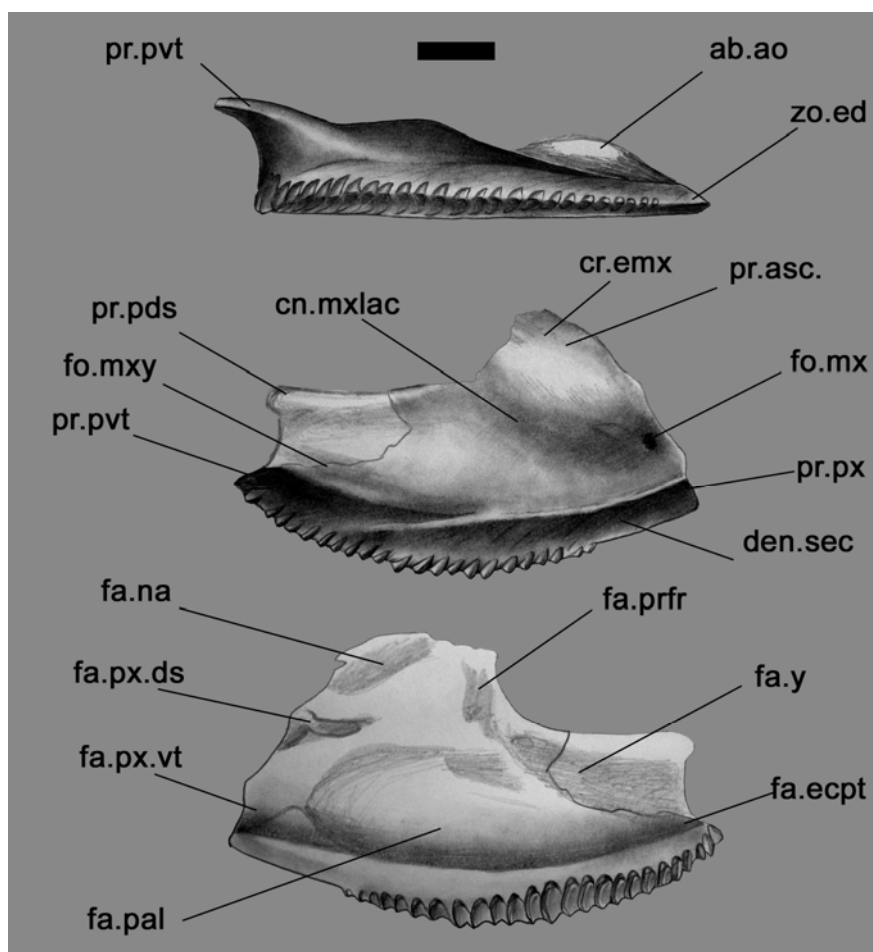


Figura 127. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Maxilar derecho en vista oclusal (arriba), lateral (centro) y medial (abajo). Basado en varios especímenes, especialmente en MPCA 305. Escala: 10 mm.

La parte posteromedial del maxilar forma el borde de la casi inexistente fenestra suborbital (*foramen suborbitale* Wellborn, 1933; *inferior orbital foramen* Oelrich, 1956; *palatine fontanelle* Jollie, 1960) y forma el piso del foramen palatino anteriormente (*infraorbital canal* Jollie, 1960; *infraorbital foramen* Kluge, 1962; de Queiroz, 1987).

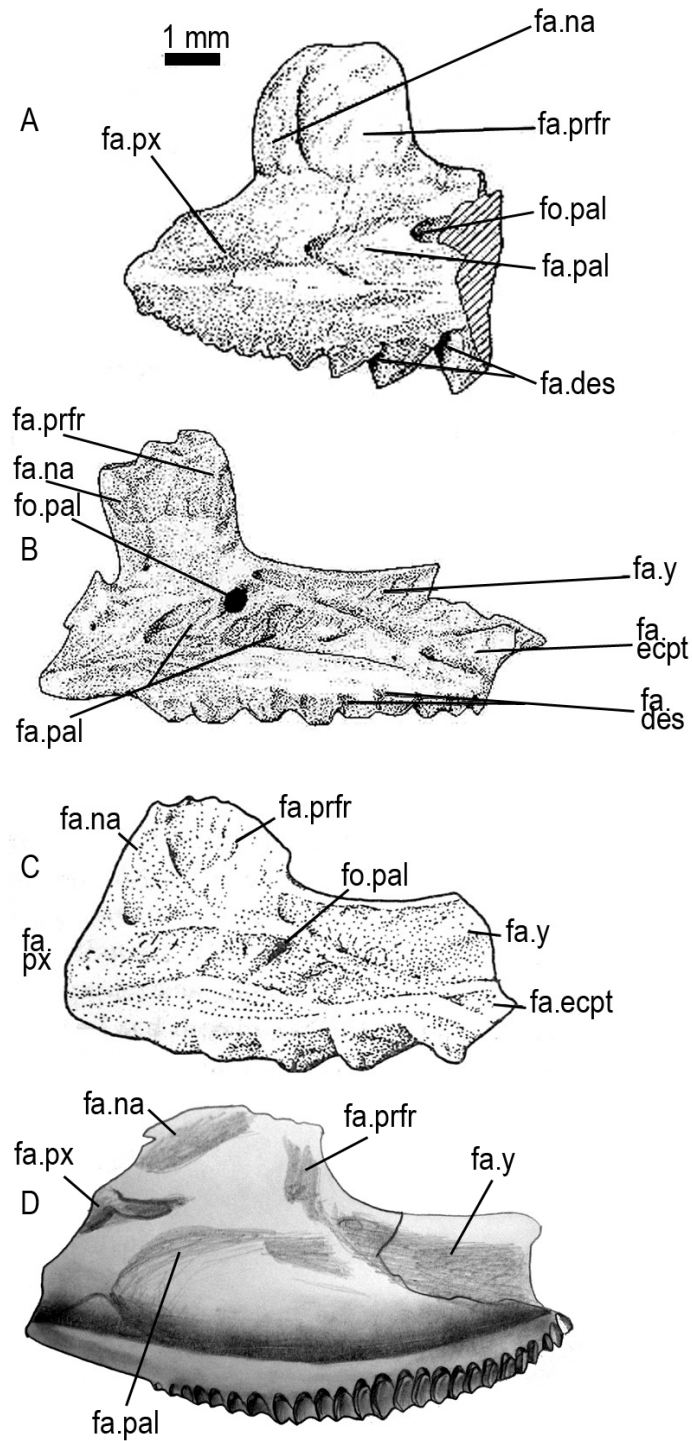


Figura 128. Maxilares de *Pelecymala robustus* (A), *Sigmala sigmala* (B), *Clevosaurus hudsoni* (C) y *K. avelasi* (D) en vista medial mostrando las estructuras principales. A y B, modificado de Fraser (1986), C de Fraser (1988).





Figura 129. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Maxilares en vista lateral de ejemplares juveniles MPCA 301 (arriba), MPCA 312 (centro) y MPCA 311 (abajo). En los dos primeros se nota con claridad el gran foramen maxilar y, por detrás un par de forámenes menores por donde discurría en vida la arteria maxilar y el nervio alveolar superior (ver Whiteside, 1986). Escala: 10 mm.

La dentición del maxilar de *Kaikaifilusaurus* es bastante característica. El ejemplar adulto MPCA 300 posee del lado izquierdo unos 23 dientes maxilares, 17 palatinos y 25 mandibulares. Del lado derecho los dientes maxilares no están del todo preservados, los dientes palatinos son 30 y los mandibulares 19.

Los dientes maxilares son de forma más cónica que los mandibulares, y se hallan menos invadidos por la dentina.

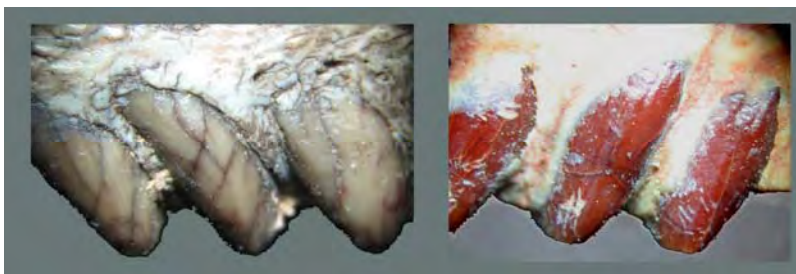


Figura 130. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Dentición maxilar de dos especímenes fragmentarios. Nótese la diferencia preservacional que corresponde a distintas sublocalidades dentro del área de afloramiento.

**Desgaste:** En la mayoría de los casos, la dentición maxilar se halla expuesta a un fuerte desgaste, y las piezas se encuentran con una notable reducción. Sin embargo, es menor el desgaste de *Kaikaifilusaurus avelasi* que de las formas chubutenses (ver mas adelante).

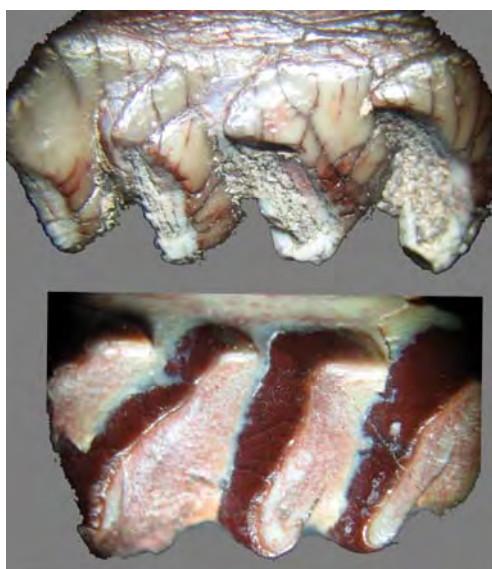


Figura 131. *Kaikaifilusaurus avelasi*, dientes maxilares mostrando el fuerte desgaste ejercido contra el dentario.

En la mayor parte de los esfenodontes derivados, los dientes maxilares posteriores portan rebordes posteromediales que varían en tamaño desde ser pequeños (e.g., *Sphenodon*, *Palaeopleurosaurus*, *Pamizinsaurus*), medianos (e.g., *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon*, *Tingitana*), o francamente grandes (e.g., *Clevosaurus*, *Homoeosaurus*, *Kallimodon*).

La función de estos rebordes y su modo de desarrollo son aun pobremente conocidos, pero conforman un carácter consistente de la dentición adulta de los esfenodontes. En formas basales, como *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus* (Evans, 1980; Whiteside, 1986), y *Planocephalosaurus* (Fraser, 1982), los dientes maxilares posteriores están agrandados pero no hay un desarrollo de rebordes adicionales

Entre los taxones gondwánicos, los esfenodontes de Kota exhiben también rebordes en los dientes maxilares posteriores. En *Rebbanasaurus*, de hecho, los rebordes son pequeños pero visibles, aun en juveniles (Evans *et al.*, 2001), y se incrementa su robustez en los adultos, contribuyendo a la formación de una fuerte hoja de corte estriada en los dientes posteriores. En *Godavarisaurus*, por otro lado, los dientes maxilares son más semejantes a los de los eupropalinales, con una sección anterior cónica y un reborde posteromedial moderado. De hecho, ambos esfenodontes de Kota parecen ser más derivados en este sentido que *Planocephalosaurus*.

**Nasal:** Los nasales de los esfenodontes son anchos, con excepción de *Gephyrosaurus*, donde son angostos, como en escamados (Gauthier *et al.*, 1988). En *Kaikaifilusaurus* los nasales de conforman una amplia unidad preservada en varios ejemplares adultos. y posteriormente suprayacen a parte del frontal. En una secuencia anteroposterior, el margen lateral de cada nasal articula con el proceso nasal del premaxilar, maxilar, prefrontal y frontal, respectivamente.

En el holotipo presentan una muesca anteromedial donde se aloja el largo proceso nasal del premaxilar. Largos procesos anteriores bordean lateralmente al premaxilar formando asimismo el borde posteromedial de la narina. La región lateral que limita con el maxilar se halla elevada de modo que forman entre ambos huesos un notable abultamiento y dejan, cerca de la mitad de cada nasal, una cuenca central elongada anteroposteriormente. El contacto entre ambos huesos se halla elevado formando un reborde o rugosidad central.

Posterolateralmente, el nasal contacta con el prefrontal a lo largo de una línea oblicua en dirección posteromedial hasta contactar al frontal, que avanza y se apoya sobre el nasal mediante angostos procesos anteromediales. La región posteromedial del hueso presenta una faceta donde se inserta la punta anterior del frontal, mientras que en la zona posterolateral se hallan las facetas de contacto de los prefrontales.

Entre ambas, un pequeño foramen se ve con claridad en ambos nasales que representaría (al menos para *Ctenosaura pectinata*) salidas del nervio etmoidal lateral

(Oelrich, 1956). No se ha registrado, sin embargo, el gran foramen dorsal que perfora al nasal de *Sphenodon* en su parte central.

El borde lateral de la región narial del nasal consiste en un hueso suavemente bifurcado, la horqueta premaxilar, entre la cual se apoyan procesos de este hueso. En el ejemplar juvenil, se ha preservado apenas como una pequeña astilla de hueso que se introduce entre los márgenes anteriores del frontal, indicando que el nasal culmina posteriormente formando una pequeña punta.

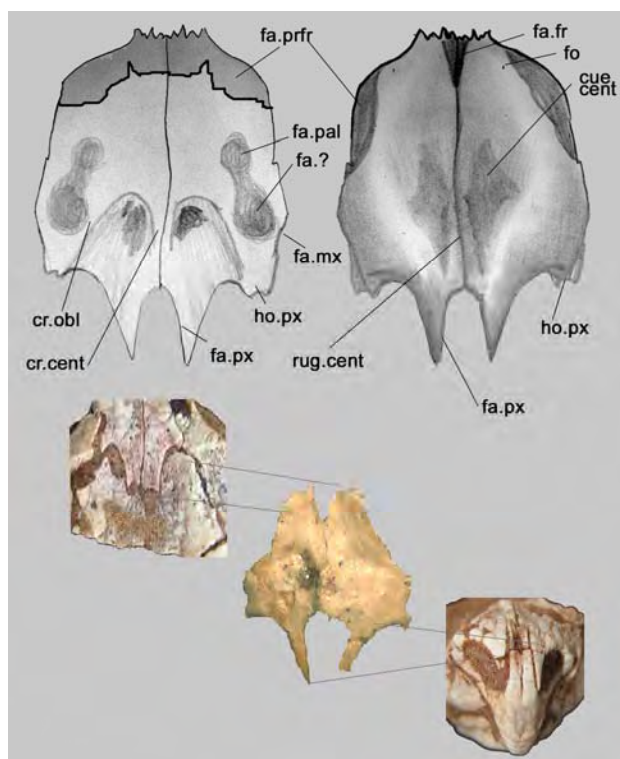


Figura 132: *Kaikaifilusaurus avelasi*. Nasales en vista ventral (arriba, izquierda), dorsal (arriba, derecha) y abajo, distintos especímenes mostrando detalles bien preservados de la región posterior (izquierda) en MPCA 317, todo el hueso en MPCA 305 y la parte anterior en MPCA 316 (derecha, abajo). No a escala.

En vista ventral, el carácter más evidente es una cresta oblicua anteromedial reconocida también en *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986, p. 390), aunque en estos taxones es recta.

La misma en *Kaikaifilusaurus* limita la faceta palatina, que se presenta en forma de “8”, de la concavidad dorsonarial, conformada por el *vestibulum* anteriormente y la

cámara nasal posteriormente, que es la parte más profunda, tal como se aprecia en la figura.

Los nasales techan así gran parte de las cápsulas nasales, por lo que a la mitad del hueso se encuentra la cuenca nasal, que deprime conspicuamente la tabla craneana hacia la mitad de la región preorbital. El límite medial de la concavidad dorsonarial está dado por una cresta central a la que, según Whiteside (1986) iría sin duda fijado un septo nasal cartilaginoso.

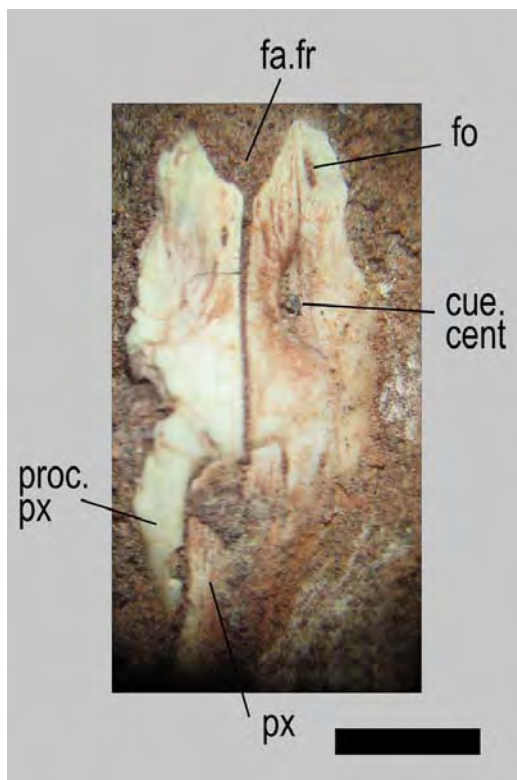


Figura 133. *K. avelasi*. MPCA 324. Nasales y proceso nasal del premaxilar en vista dorsal. Escala: 5 mm.

**Región Periorbital:** Una de las principales características que presenta *Kaikiaifilusaurus* es una notable ornamentación en la región periorbital, exhibida por los huesos prefrontal, frontal, postfrontal, postorbital y yugal. Aparte, una pequeña cresta de la región cuspidal del proceso ascendente del maxilar se continúa con la rugosidad prefrontal y el nasal y el frontal presentan rugosidades accesorias poco marcadas fuera del área periorbital.

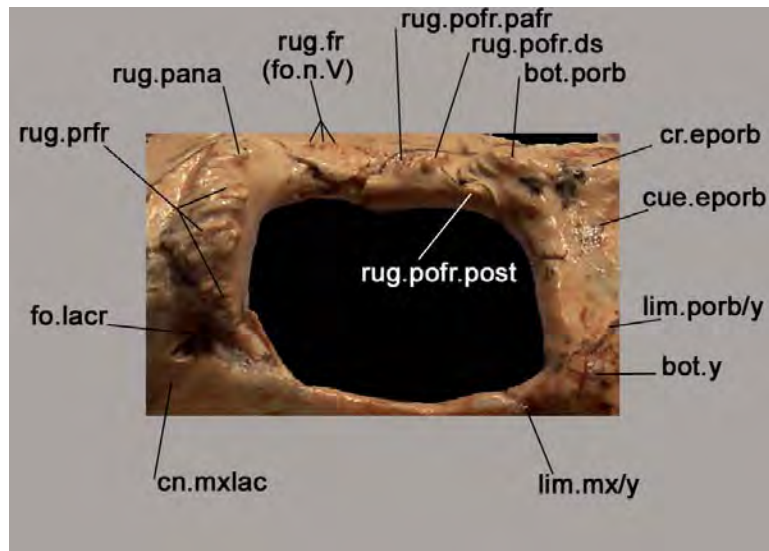


Figura 134. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Rugosidades periorbitales de la órbita izquierda.

**Prefrontal:** El prefrontal es un hueso de forma piramidal que yace en la región anterolateral del cráneo. Presenta una parte curva anterior que forma parte del margen anterodorsal y piso de la órbita, limitando las paredes posteriores de las cápsulas nasales. Limita con el maxilar ventralmente, con el frontal y nasal dorsomedialmente y con el yugal posteromedialmente. Cada prefrontal es de gran tamaño y el contacto con el nasal y el frontal es amplio, acompañando a este último durante la mitad de su longitud. Su largo proceso posterodorsal cubre el borde anterolateral del frontal, mostrando un foramen bajo la sutura entre prefrontal y frontal, el foramen prefrontal.

El prefrontal forma parte del borde de la fenestra orbitonasal junto con el frontal y el palatino respectivo. La fenestra comunica las cavidades nasal y orbital.

Cada prefrontal participa del borde del foramen lacrimal mediante una muesca (*incisura lacrimalis* Wellborn, 1933) en su lado ventrolateral posterior.

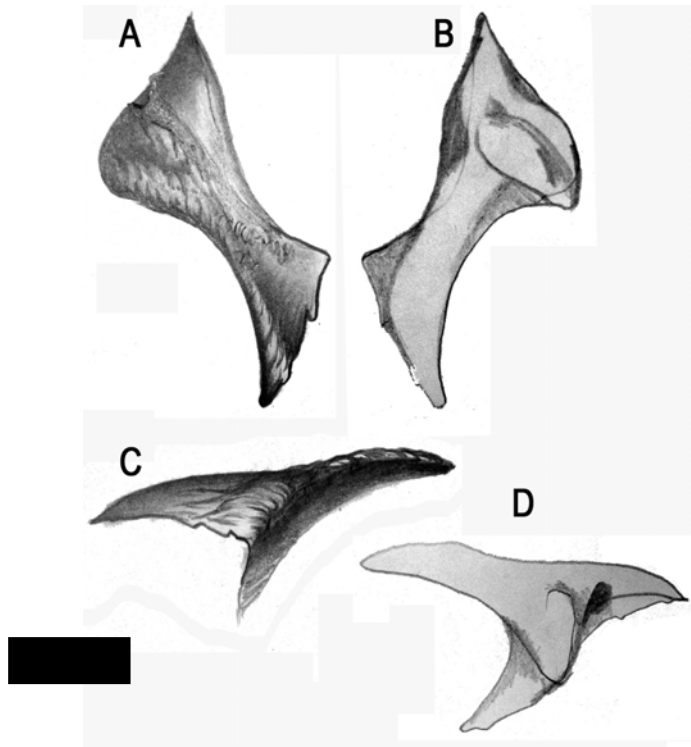


Figura 135: *Kaikaifilusaurus avelasi*. Prefrontal izquierdo en vista dorsal(A), ventral (B), lateral (C) y medial (D). En A y C puede apreciarse parte de la profusa ornamentación de este hueso. Escala: 10 mm.

Como en *Clevosaurus*, el prefrontal presenta un proceso ventral en la región anterior de la órbita que se extiende hacia abajo en contacto pleno con el maxilar (pues no hay lacrimal) hasta encajar en una faceta del palatino, claramente visible en ejemplares juveniles. No obstante, donde el proceso ventral emerge del cuerpo principal del prefrontal, un foramen de buen tamaño se posiciona contra el borde interno del maxilar, como ocurre en *Sphenodon* (Fraser, 1988). Es el foramen que aloja al ducto nasolacrimal.



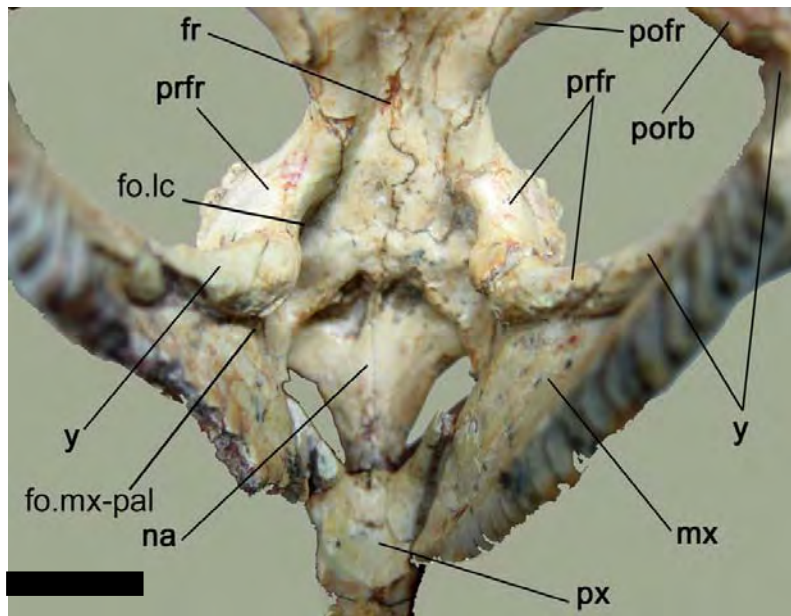


Figura 136. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 305. Techo craneano en vista ventral mostrando las relaciones de los prefrontales. Escala: 10 mm.

En el ejemplar juvenil, el prefrontal y el yugal se hallan en contacto, como ocurre en *Clevosaurus hudsoni*, *C. mcgilli*, *C. bairdi*, *Zapatadon* y la forma de Stormberg. No obstante, el prefrontal y el postfrontal se hallan separados en la parte ventral del techo craneano por una pequeña fracción del frontal.



Figura 137: *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 301. Prefrontal derecho en vista dorsal. Escala: 5 mm.



Ambos prefrontales se muestran profusamente ornamentados, una condición compartida con *Eilenodon robustus* (Los Ángeles County Museum, LACM 120462), del Jurásico Superior de América del Norte. Cierta grado de ornamentación se ha observado también en *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986), pero de ningún modo en la profusión de los eilenodontinos.

El patrón ornamental del prefrontal, muy característico en *K. avelasi*, se distribuye en un gran parche ornamental preocular ubicado sobre el foramen lacrimal y con subdivisiones que varían entre los especímenes y que culminan dorsalmente con una rugosidad paranasal en forma de espina, casi sobre el límite con el nasal.

**Frontal:** Los frontales se ubican entre las órbitas y forman parte del margen orbital dorsal. Se hallan separados tanto en juveniles como en adultos. Son relativamente cortos en comparación con formas basales como *Gephyrosaurus* o *Diphydontosaurus* pero son los más largos de los huesos del techo craneano. Se extienden entre los nasales y la región parietal. En la región en la que bordean las órbitas, los frontales se angostan levemente adoptando en conjunto una forma clepsidroide, aunque el hueso es mas importante en su mitad posterior. Considerando la importante participación de los otros huesos periorbitales, el frontal ocupa una porción relativamente pequeña del margen de la órbita.

Anteriormente, el frontal culmina en una aleta anterolateral, la faceta nasal, que diverge suavemente de su contrapuesta y se inserta bajo el nasal y maxilar, excediendo en mucho su extensión anteromedial. Toda la región anterolateral articula con el margen medial del prefrontal, pero no es visible en superficie ya que queda oculta por el solapamiento del nasal.

Medialmente, la superficie expuesta del hueso se encuentra con su par mediante una angosta extensión, el proceso anteromedial, extendiéndose ambos entre los márgenes posteromediales de los nasales y formando una cuña.

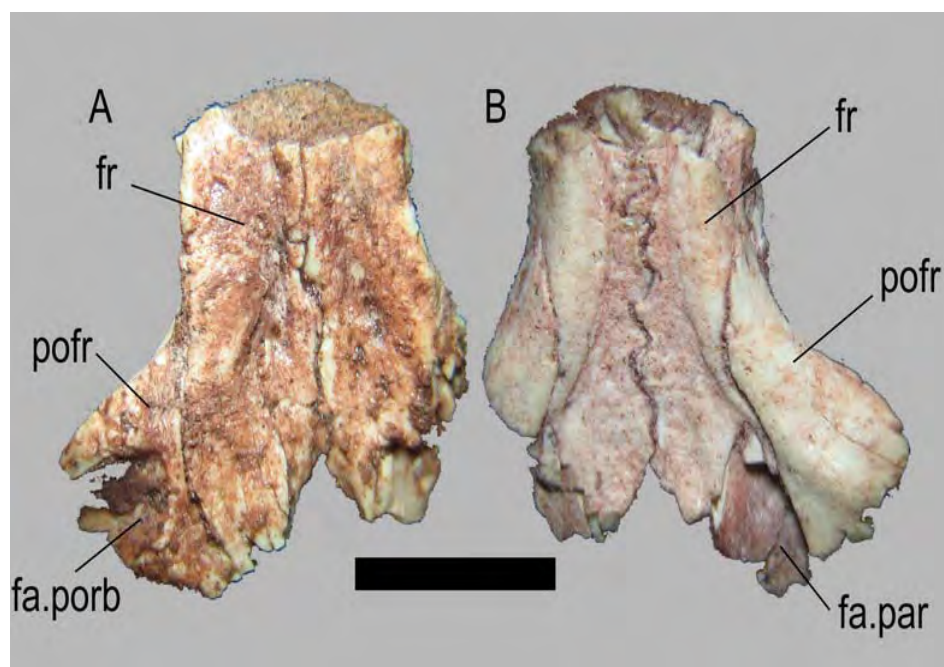


Figura 138. *K. avelasi*. MPCA 327. Par de frontales articulados de ejemplar joven procedentes de la sublocalidad MED2. Escala: 10 mm.

En sentido posterior, el frontal se va ampliando conforme bordea la órbita hasta el límite con el postfrontal, tras el cual, cambiando de ángulo en sentido posteromedial sigue el límite del postorbital hasta llegar al contacto del parietal. En su región posterior, entre ambos frontales se sitúa un pequeño hueco medial para el foramen parietal. El límite posterior presenta forma de “W” cuyas puntas más posteriores exceden la posición de las órbitas, las cuales coinciden en posición con el inicio del foramen parietal.

El rasgo más destacable de la vista dorsal resulta el borde de la órbita, que se eleva suavemente aunque, difiriendo de todos los huesos vecinos, no se halla ornamentado. No obstante, siguiendo aproximadamente el contorno de la región elevada, la superficie del frontal se halla interrumpida por montículos perforados para salida de la rama frontal del nervio trigémino y la arteria frontal (Whiteside, 1986). La región medial a esas elevaciones es marcadamente plana a suavemente cóncava, culminando en el contacto medial con su par como una recta elevación anteroposterior que recorre el hueso.

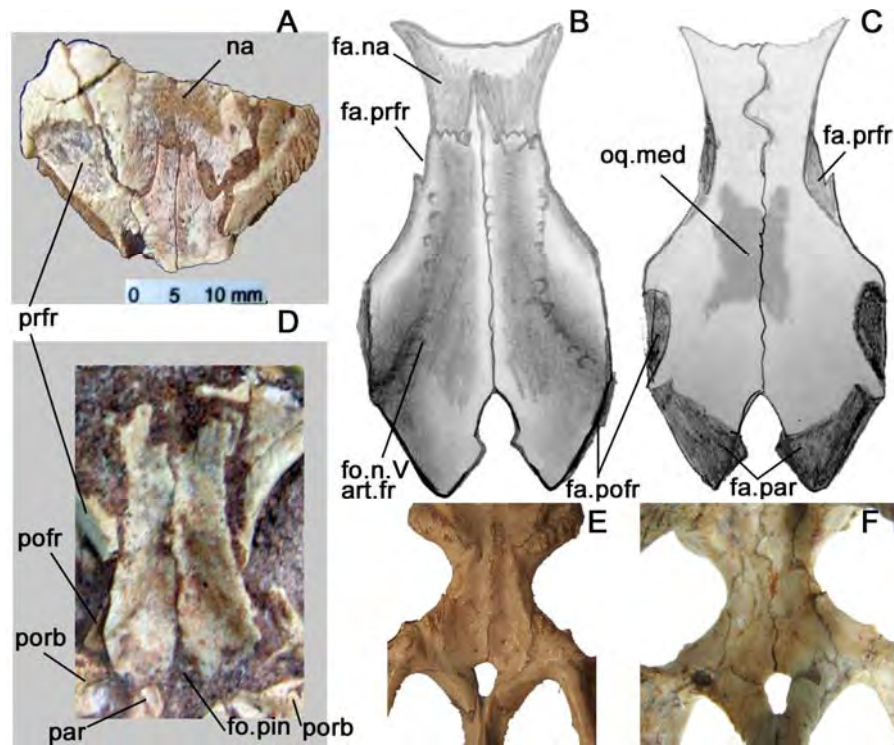


Figura 139. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPC 317 mostrando el contacto entre frontales y nasales (A). MPC 305, ilustración en vista dorsal (B) y ventral (C). MPC 301 (D). MPC 305, fotografía en vista dorsal (E) y ventral (F). La escala es válida sólo para A.

En vista ventral, el frontal muestra con claridad las facetas para el prefrontal, postfrontal, postorbital y parietal. La línea media correspondiente a la sutura con su par discurre rectamente en sentido anteroposterior hasta que, anteriormente a la faceta del prefrontal y acercándose al contacto con el nasal, zigzaguea reforzando la cuña descrita para la vista dorsal. Sobre la línea media, a una altura entre las facetas pre y postfrontal, existe una profunda concavidad, la oquedad media, donde se aloja el canal olfatorio y que es rodeada por las *cristae cranii*.

**Postfrontal:** En la mayor parte de los esfenodóntidos, el postfrontal es un hueso relativamente pequeño, de contorno cuadrangular, que establece un contacto entre la parte posterior de la órbita y la parte anterior de la fenestra supratemporal. Este contacto queda también establecido en vista ventral y es evidente en *Sphenodon punctatus*.



Figura 140. *Sphenodon punctatus*, BMNH\_1985 1212, mostrando el postfrontal en vista dorsal. Nótese la conexión que establece entre la órbita y la fenestra supratemporal. Imagen cedida por Marc Jones (BMNH).

Dicha distribución es evidente tanto en formas basales donde la separación entre cavidades es apenas una delgada pared, como en *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986), así como en los clevosaurios, tanto los de Brasil (Bonaparte y Sues, 2006) como los de otras partes del mundo.

En el caso de *Kaikiaifilusaurus avelasi*, como se ha mencionado para otros huesos, existen rugosidades características. El postfrontal muestra particularmente una rugosidad parafrontal consistente en dos o tres líneas cortas semejantes entre sí, transversales a la dirección del hueso. Algo más atrás, sobre la misma línea, destaca una rugosidad aislada característica, la rugosidad postfrontal distal, la más alta de todas. Sobre el límite con el postorbital, en el proceso posterolateral del postfrontal y completamente rodeada por el postorbital, a modo de traba, se encuentra la rugosidad postfrontal postorbital, de buen tamaño.

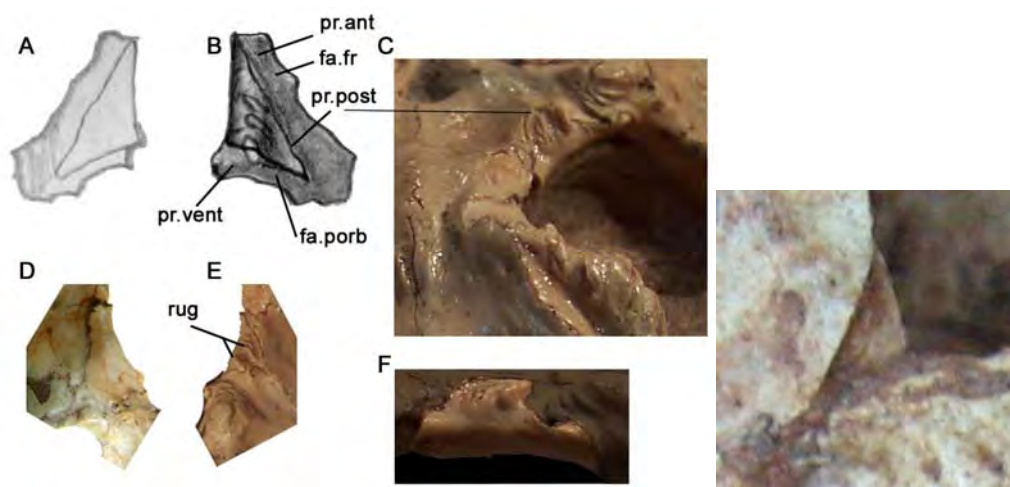


Figura 141. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Dibujo del sector anterior del postfrontal en vista ventral (A), dorsal (B). Fotografía del sector anterior del postfrontal en contexto en vista anterior (C), en vista ventral (D) y dorsal (E). Fotografía en vista lateral destacado de sus huesos circundantes para apreciar su ornamentación (F). A la derecha, MPCA 301 (juvenil), sector anterior del postfrontal en vista dorsal rodeado del frontal (izquierda) y postorbital (abajo). Nótese la extrema reducción de este sector anterior del hueso aún en estadios juveniles.

El postfrontal forma, como en otros esfenodóntidos, un puente entre la órbita y la fenestra, que en el caso de *K. avelasi* sólo es continuo en vista ventral, como se aprecia en la fotografía. El sector posterior aflora ocupando el borde anterior de la fenestra supratemporal como una lámina de hueso que se adosa al parietal y le da un refuerzo extra a la union del postorbital con el frontal, un caracter único de *K. avelasi*.

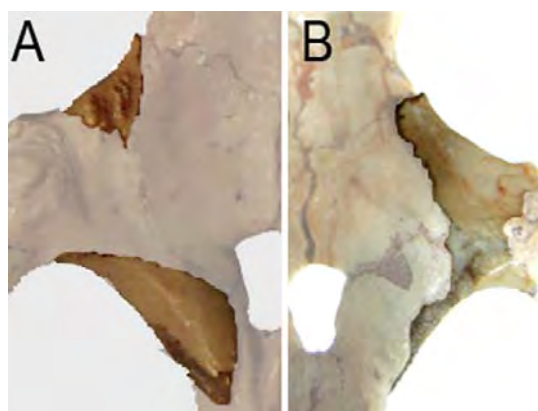


Figura 142. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Postfrontal mostrando su desarrollo interrumpido en vista dorsal (A) y continuo en vista ventral (B).



**Foramen Parietal:** En el dorso del cráneo se ubica el orificio parietal, que en vida representa el acceso a la luz para el órgano parietal, un complejo fotorreceptor de funciones direccionales no visuales.

El foramen parietal se halla presente ya en ostracodermos, aunque también se halla en agnatos actuales (Kardong, 1999). No se desarrolla bien en el resto de los “peces” pero sí en muchos tetrápodos basales como los estegocefálidos (aunque no en lisorófidios) y en anuros (pero no en urodelos). Está bien desarrollado también en amniotas basales pérmicos (e.g., *Captorhinus*).

En mamíferos y en aves, la epífisis es de función glandular, aunque en las últimas se han registrado fibras de tracto pineal con cierta funcionalidad fotorreceptora. Ocasionalmente, en algunos casos los pollos de granja pueden conservar un orificio parietal (obs.pers.).

El órgano parietal se mantiene presente en los lepidosaurios, tanto en “lagartos” como en esfenodontes, donde es también conocido como “tercer ojo” y es completamente independiente de la epífisis (Kardong, 1999).

En *Kaikaifilusaurus calvoi*, el orificio halla diferentes grados de desarrollo pero es mayormente grande, especialmente en los ejemplares juveniles, pero aun en los adultos. Se encuentra ubicado exactamente en el límite entre frontal y parietal, especialmente alojado en una muesca del margen posterior del primero, donde se presenta bien amplio y mediante una separación más gradual de los parietales, donde es más estrecho. Sin embargo, los parietales sustentan al foramen de un modo más extenso en vista ventral.

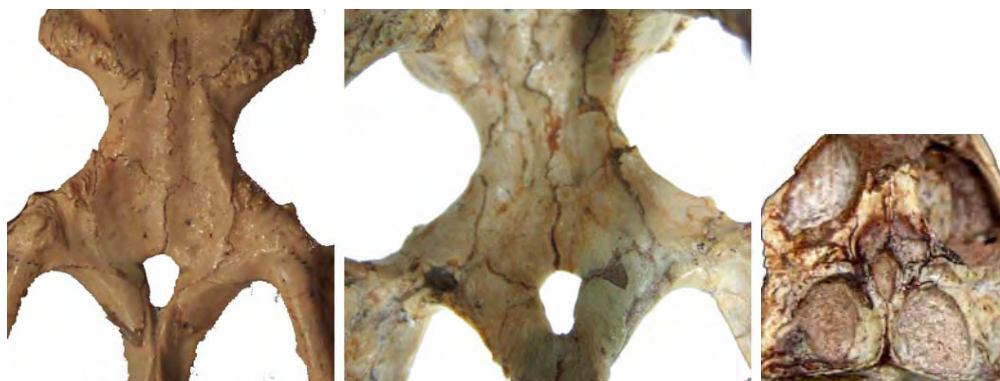


Figura 143. Foramen parietal en *K. avelasi*. Vista dorsal (izquierda) y ventral (centro) de espécimen adulto (MPCA 305) y vista dorsal de juvenil MPCA 313 (derecha).

**Parietal:** El parietal forma la mayor parte de la superficie posterior del techo craneano. Los parietales no se encuentran fusionados en los ejemplares adultos, aunque en los ejemplares de mayor tamaño no se han preservado. Su recto contacto en el lado medial forma una cresta parietal o sagital sobre la línea media, característica de esfenodóntidos terrestres derivados (e.g., *Sphenodon*, *Zapatadon*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus*) y pleurosaurios marinos. Además, los parietales son angostos respecto al ancho interorbital, como ocurre en los esfenodontes estenoparietales (*Palaeopleurosaurus*, *Kaikaiifilusaurus*, su ancestro común y todos sus descendientes), pero aparentemente no en *Kallimodon*.

Cada parietal tiene lateralmente una forma medialmente cóncava, aproximadamente de “C”, con un proceso anterior complejo donde interacciona con el forámen pineal, el postorbital y forma el borde medial de la fosa supratemporal, de cuyos lados se origina parte de la musculatura aductora. Cada parietal lleva un par de procesos cortos anterolaterales.



Figura 144. *Kaikaiifilusaurus avelasi* (MPCA 305). Fotografía en vista dorsal del sector de las fenestras supratemporales y el plano occipital. Escala: 10 mm.

Los largos procesos posteriores o supratemporales (*proc. lateroventrales* Rieppel, 1981; *proc. parietales* Wellborn, 1933; Jollie, 1960), bastante más extensos, interactúan con el escamoso, cuadrado y supratemporal. En realidad, cada proceso se halla inserto en una ranura del proceso parietal del escamoso, formando en el sector

posterior de ambos huesos la inserción del *depressor mandibularis*. La superficie posteroventral del parietal porta la fosa parietal, que recibe el extremo del supraoccipital.

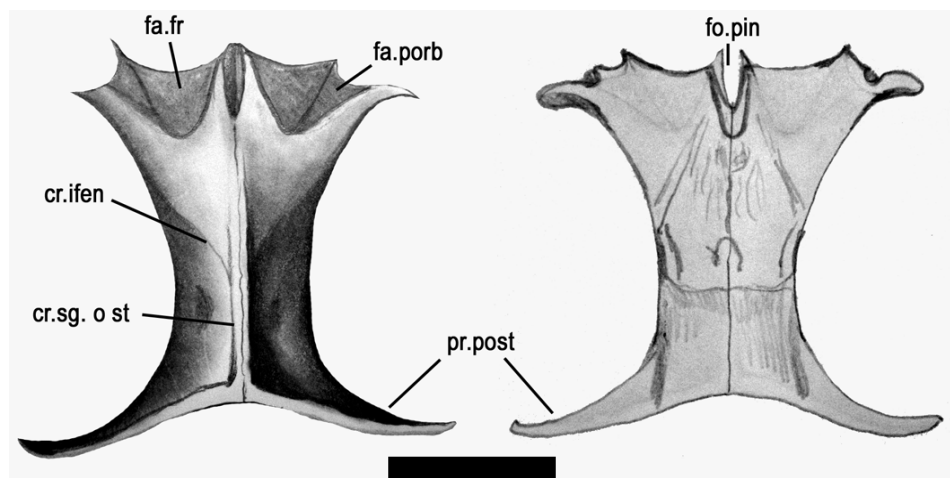


Figura 145. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Dibujo del par de parietales en vista dorsal (A) y ventral (B). Escala: 10 mm.

Un suave hundimiento al principio de los parietales, en la articulación con los frontales, indica el lugar del foramen parietal o pineal, que se halla al mismo nivel del borde anterior de la fenestra supratemporal. En formas basales, el foramen se halla plenamente dentro de los límites del parietal.

En vista ventral, los parietales forman el techo de los hemisferios cerebrales. La superficie ventral cuenta con una región cóncava escindida anteroposteriormente por la línea de unión de ambos parietales. Entre la mitad del hueso y el margen anterior, donde se encuentra el foramen pineal, corren sendas aristas de hueso que enmarcan una región central de superficie rugosa. Esta región, que constituye una franja transversa central en los parietales, presenta en sus bordes laterales ensanchamientos y es limitada posteriormente por una notoria línea transversa. La región posterior a esa línea forma una clara concavidad de forma cuadrangular.

El proceso descendente, prominente y de dirección ventrolateral, conecta los procesos anterolateral y supratemporal y cubre el aspecto lateral de la *taenia marginalis*. El cuerpo del parietal porta a cada lado una cresta longitudinal medialmente cóncava. Cada proceso anterolateral articula anteriormente con la mitad posterior del margen medial del frontal y lateralmente con el proceso dorsal del postorbital. El margen



anterior transverso del parietal articula con el margen posterior del frontal y encierra al foramen pineal medialmente. Contacta al sector posterior del postfrontal que, como en *Sphenodon punctatus*, se apoya sobre el parietal en forma de una lámina angosta.

Los procesos posteriores o supratemporales se orientan ventrolateralmente, se encuentran comprimidos anteroposteriormente y se desarrollan en un ángulo apenas mayor a los 90° con respecto al plano sagital, difiriendo así de todas las formas basales, en las que este ángulo ronda los 120°.

Cuando existen, los supratemporales se solapan a estos procesos ventrolateralmente. Sin embargo, en la mayor parte de los esfenodóntidos están ausentes. Si bien Apesteguía y Novas (2003) codificaron a *Priosphenodon avelasi* como con presencia de supratemporales, un examen a mejores materiales permitió determinar que se trataba de los finos procesos posteriores de los parietales, estando el supratemporal ausente en este taxón.

Por ello, el proceso posterior del parietal se adosa al supraoccipital y, en su parte más externa, encierran entre ambos al proceso posteromedial del escamoso. En ejemplares donde falta este hueso, pueden verse ambos huesos formando un proceso escindido.

El parietal, en el extremo de su proceso supratemporal, articula también con el proceso paraoccipital del complejo otoccipital.

**Supratemporal:** El supratemporal (o *tabular* de Camp, 1923 y Broom, 1935) está ausente en varios lepidosauromorfos basales (e.g., Younginiformes, *Paliguana*, *Kuehneosaurus*) (Carroll, 1977; Gauthier *et al.*, 1988). En esfenodontes, sólo unos pocos los preservan, estando ausente en la mayoría, incluso en adultos de *Sphenodon*, saurosauros y *Homoeosaurus*, de todos los cuales se conocen múltiples especímenes (Gauthier *et al.*, 1988). Tampoco se encuentran en *Gephyrosaurus* ni en el “clevosaurio” *Planocephalosaurus* (Fraser, 1982). Apesteguía y Novas (2003) codificaron a *Kaikaifilusaurus avelasi* como presentando supratemporales; no obstante, la mejor preparación de los especímenes realizada para esta contribución muestra que no se hallan presentes.

Estos huesos, cuando están presentes, son comprimidos lateralmente y poseen convexidades anteriores que contactan la región posteroventral del proceso supratemporal del parietal. Mientras que su extremo anterior alcanza la fosa

supratemporal, el posterior contacta el extremo del proceso paraoccipital del otoccipital, el cuadrado y el escamoso.

**Postorbital:** El postorbital es un hueso trirradiado, de una función estructural fundamental, que establece contactos con el yugal hacia adelante y abajo, el escamoso hacia atrás y arriba y el complejo postfrontal-frontal hacia la región medial del cráneo. En formas basales como *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986), su estructura trirradiada es evidente ya que forma poco más que tres barras, pero en formas más derivadas, sus diferentes partes se aplanan funcionando como paredes de la región temporal.

El margen anterior del postorbital limita la órbita posteriormente mientras que su margen posterior suele formar el borde anterolateral de la fenestra supratemporal y, consecuentemente, la mitad del arco supratemporal, en una proporción que varía entre las distintas especies, siendo muy extenso en *Palaeopleurosaurus* y *Pleurosaurus*, donde bordea lateralmente casi la totalidad de la fenestra supratemporal. Obviamente, es un carácter ligado a la extensión de la fenestra misma.

El postorbital de *Kaikaifilusaurus avelasi* consiste en un gran hueso robusto y trirradiado, levemente arqueado, que presenta un proceso medial, uno anteroventral y uno posterior, los tres conectados por una región muy rugosa ubicada sobre el extremo posterior de la órbita y en contacto con las rugosidades del postfrontal.

En esta zona rugosa destaca una conjunción redondeada de rugosidades, el botón postorbital, del que nace la cresta epipostorbital que marca el límite dorsal del hueso

El proceso anteroventral (o proceso descendente anterior, o columnas postorbitales de Kálin, 1933 y Iordansky, 1973) culmina en un extremo en punta que contacta al yugal justo en el punto donde éste se interna detrás del maxilar. Anteriormente, el borde se halla elevado describiendo un robusto contorno al extremo posterior de la órbita. El proceso descendente del postorbital acompaña en sentido inverso al proceso dorsal o ascendente del yugal.

En vista dorsal, el hueso se proyecta medialmente desde su parte más anterior en dirección al foramen parietal, escindiendo así en dos partes la continuidad dorsal del postfrontal y alcanzando a contactar al frontal, un carácter único de *K. avelasi*. A la vez, el postorbital queda excluido de todo contacto con el parietal.

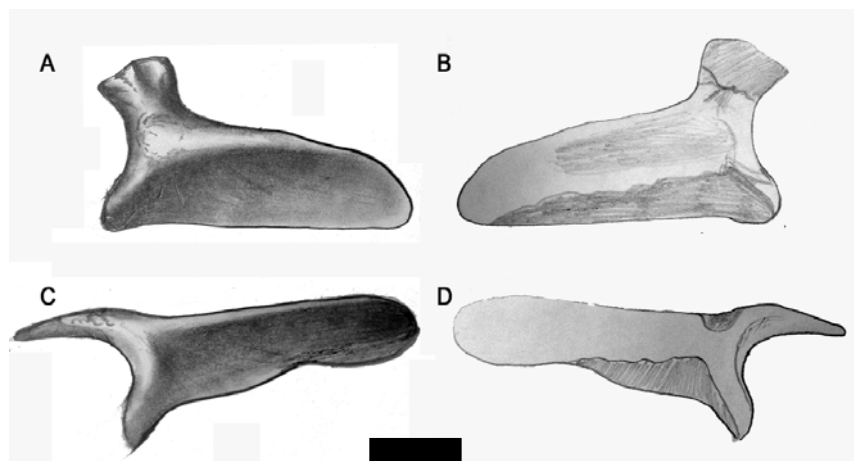


Figura 146. *Kaikaifilusaurus avelasi*, postorbital izquierdo en vista dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y medial (D). Escala: 10 mm.

En vista lateral el proceso posterior es recto hacia atrás y forma un reborde alto y bien marcado cuyo lado ventral se desarrolla acunándose en sentido posterior y culminando en una aleta redondeada. En su máxima extensión posterior, esta aleta casi llega a la culminación de la fenestra supratemporal y se contacta con el escamoso mediante una sutura suave y lineal en vista externa. La superficie dorsal del postorbital, junto con la expansión lateral del escamoso y el muy desarrollado proceso dorsal del yugal, se expanden formando un amplio arco sobre la región temporal inferior.

Por debajo de la cresta epipostorbitaria que recorre anteroposteriormente la totalidad del hueso, una importante concavidad se desarrolla a partir de un punto justo por detrás del reborde postorbitario. Esta cuenca epipostorbital, que se considera aquí diagnóstica para los eilenodontinos, y tal vez los opistodontes, llega sobre el cuerpo principal del hueso, hasta casi el final del mismo. Una concavidad diferente, sobre la rama dorsal del hueso, resulta diagnóstica para los esfenodontinos. Es de destacar, tal como se ha detallado en el craneo 1 de la Formación Morrison, considerado como un eupropalinal indeterminado, que coexisten allí ambas concavidades en un mismo espécimen. Sobre la cara medial de la parte posterior, el postorbital contacta al escamoso y presenta ornamentación sugiriendo la zona de origen de musculatura aductora.

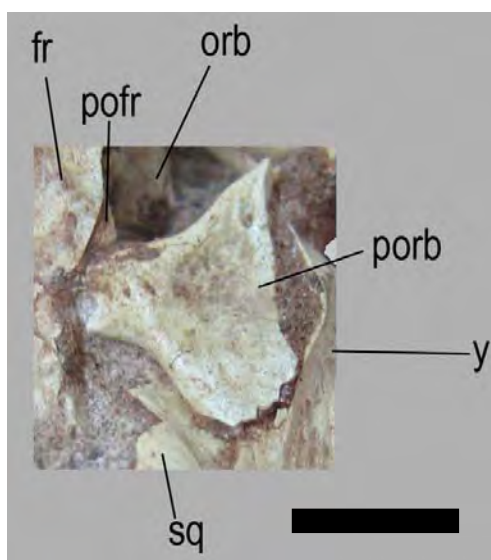


Figura 147. *Kaikaifilusaurus avelasi*, ejemplar juvenil MPCA 301 mostrando el postorbital derecho y huesos circundantes en vista dorsal. Escala: 5 mm.

**Escamoso:** El escamoso (*paracuadrado* de Gaupp, 1906) de *K. avelasi*, es un hueso muy particular y su forma es compleja. Tal como en otros diápsidos, es un hueso largo y trirradiado cuya parte dorsal forma la esquina posterior del techo craneano (Romer, 1956), el borde posterolateral de la fenestra supratemporal y el borde posterior del arco supratemporal. Su proceso lateral descendente, reducido en escamados (Gauthier *et al.*, 1988) y en esfenodóntidos basales como *Clevosaurus*, se expande dorsoventralmente hasta contactar en su lado ventral al cóndilo medial del cuadrado y su parte occipital se adosa a la superficie del supraoccipital.

En otros esfenodontes, en cambio, el escamoso tapa al cuadrado dorsalmente (Robinson, 1967). El proceso descendente acompaña con su forma la curvatura del cuadrado delimitando posteriormente al receso ótico externo. Aunque menos que en otros lepidosaurios, este hueso se encuentra extendido anteriormente y, aunque grande, es un hueso de poco espesor.

En vista dorsal, el escamoso contacta anteriormente al extendido postorbital, formando entre ambos la fenestra supratemporal.

Como en otros lepidosaurios y en todos los esfenodóntidos, el escamoso se extiende anteriormente excluyendo junto con el yugal, al postorbital del borde de la fenestra temporal inferior (carácter preservado en forma original en *Gephyrosaurus*, *clevosaurios*, *iguanios*, *autarcoglosos*, *eguialosaurios*, *mosasaurios* y *gekos*, aunque

difícil de evaluar en los últimos cuatro grupos (Gauthier *et al.*, 1988; Evans, 2003).

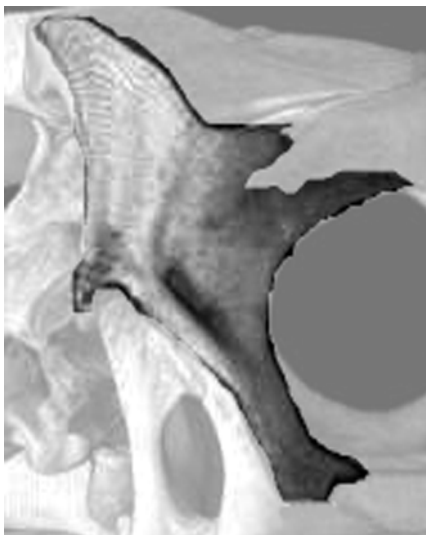


Figura 148. *S. punctatus*. Escamoso en vista posterolateral mostrando sus relaciones topográficas con los huesos circundantes, en especial el postorbital y el cuadrado.

Mientras que la región anterodorsal del escamoso de *K. avelasi* forma el borde posterior de la fenestra temporal superior, su proceso anterior recibe al postorbital y el borde posterior se aloja en una muesca entre el parietal y el supraoccipital. Posee un proceso en espolón descrito por vez primera para un material de *Opisthias* de Morrison y hallado en un ejemplar juvenil de *Kaikaifilusaurus avelasi* (MPCA 301).

Hacia el lado medial, el escamoso contacta al parietal a través de lo que podría considerarse una sutura interdigitada, tanto a lo largo de su superficie dorsal como de la pared posterior de la fenestra supratemporal. A un lado de la sutura dorsal con el parietal, el escamoso contacta también al supraoccipital. De este modo, el escamoso queda completamente inmovil en la estructura craneana, a diferencia de muchos escamados, donde el escamoso es posicionado por ligamentos quedando potencialmente cinetico (Oelrich 1956). En su lado medial, el escamoso provee un área de insercion para el *aductor externus medialis* (Oelrich 1956).

La parte horizontal (dorsal) del escamoso es bien gruesa. Sobre su borde más posterior muestra una plataforma que ha sido considerada por muchos autores (Fraser,

1988) como la faceta de articulación para el hueso supratemporal y, si bien corresponde en posición, no parece muy posible.



Figura 149. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 304. Escamoso izquierdo de adulto en vista lateral (izquierda) y medial (B).

En sentido lateral, la parte dorsal llega hasta el nivel del borde dorsal de la fuerte concavidad lateral del cuadrado, arqueándose y formando la cobertura dorsal del receso ótico externo. La superficie lateral, no ornamentada, provee un área de inserción para el músculo *levator anguli oris* y el *aductor externus superficialis* (Oelrich 1956).

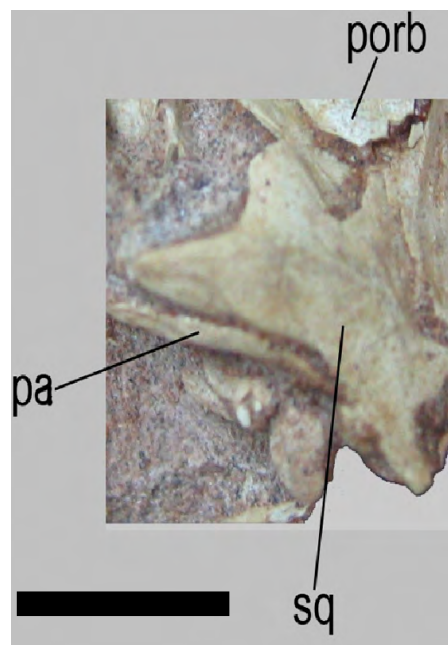


Figura 150. *Kaikaifilusaurus avelasi*, ejemplar juvenil MPCA 301 mostrando el escamoso derecho y huesos circundantes en vista dorsal. Escala: 5 mm.

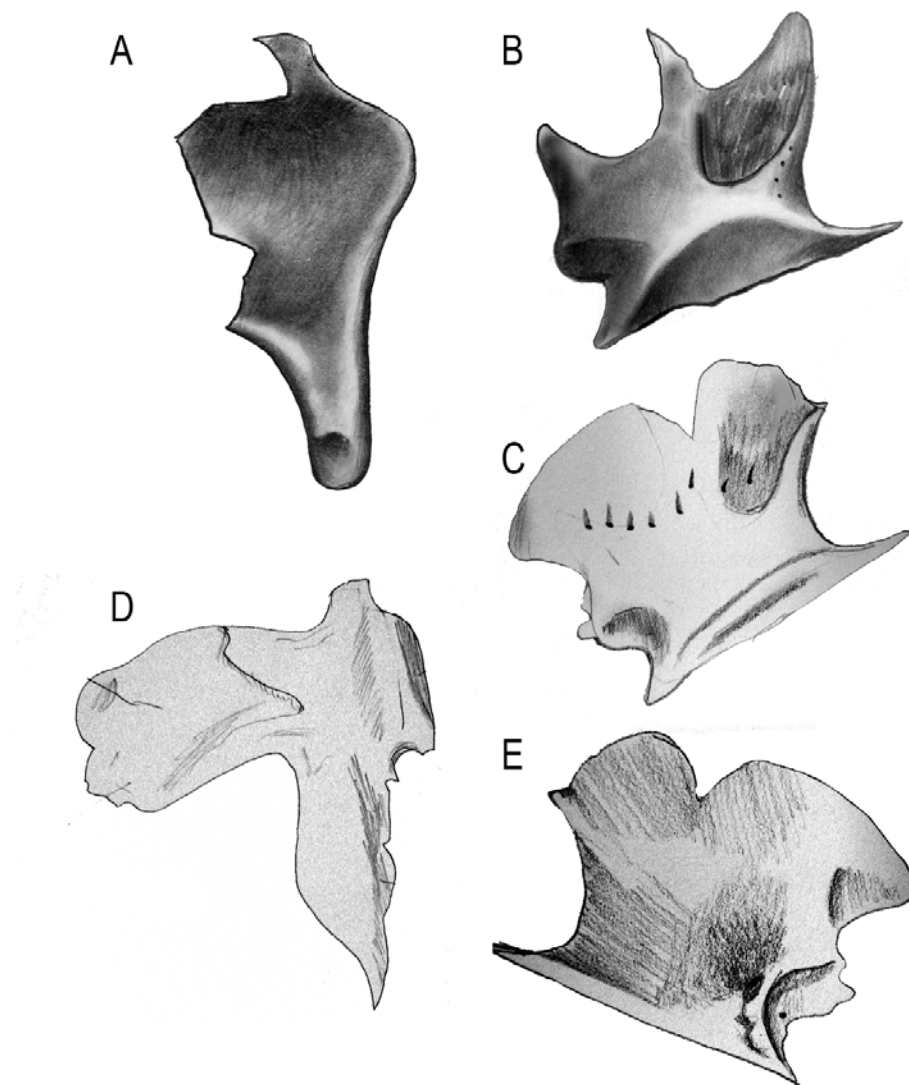


Figura 151. *Kaikaifilusaurus avelasi*, escamoso izquierdo de adulto en vista lateral (A), de juvenil en vista dorsal (B), de adulto en vista dorsal (C) y ventral (E); escamoso izquierdo de *Clevosaurus hudsoni* en vista lateral. No a escala.

**Yugal:** El yugal (zygomático de Gaupp, 1906) es un hueso amplio, normalmente en forma de V o Y, que forma parte del borde ventral de la órbita y el límite dorsal de la fenestra infratemporal de los diápsidos. Normalmente, se compone de un proceso anterior o maxilar, normalmente grueso y dos procesos posteriores en “V” con unos 120° de divergencia. El yugal de *K. avelasi* es muy profundo dorsoventralmente, y carece de la bifurcación caudal típica presente en la mayoría de los esfenodontes (e.g., Fraser, 1988), formando así una alta barra supratemporal, como en *Homoeosaurus* (ver

Wu, 1994). Esta novedosa morfología de la región temporal provee un área expandida para la inserción de la musculatura aductora.

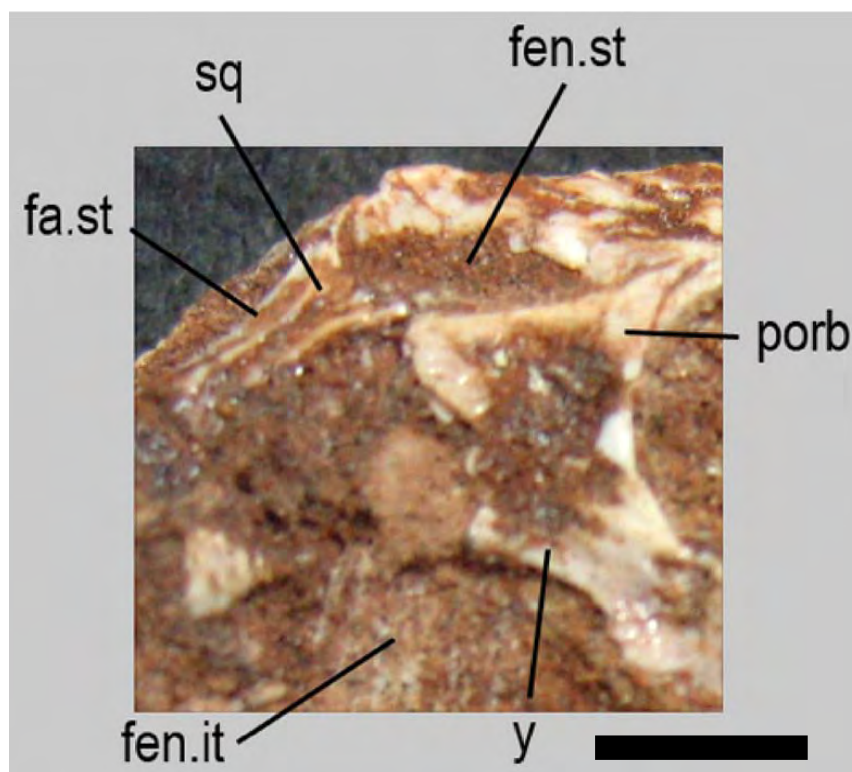


Figura 152. *Kaikaifilusaurus avelasi*, ejemplar juvenil MPCA 312 mostrando el yugal derecho y huesos circundantes en vista laterodorsal. Escala: 2 mm.

El proceso anterior o maxilar del yugal se inserta bajo el proceso yugal o posterior del maxilar dejando una profunda faceta dorsomedial en el último. El yugal aflora recién en el margen ventral de la mitad de la órbita, permitiendo un amplio ingreso ventral del maxilar que mantiene un proceso ventral dentado y un proceso posterolateral mas alto no dentado, el proceso yugal del maxilar. Posteromedialmente, el yugal articula con el bien desarrollado extremo distal del proceso lateral del ectopterigoides.

El proceso posterodorsal o temporal del yugal acompaña el borde ventral del postorbital a lo largo de casi todo su recorrido, excepto su 1/8 final. Este proceso dorsal, a la vez, es discontinuo, ya que se encuentra hendido por un proceso anterior redondeado del escamoso. Esta porción del yugal aporta la más importante contribución al desplazamiento ventral de la fenestra infratemporal y al cierre de la región temporal inferior.



El proceso posteroventral del yugal no se ha preservado en ningún espécimen, por lo que se deduce incompleto, tal como en la mayoría de los esfenodóntidos y, en realidad, de los lepidosaurios, ya que tanto los esfenodóntidos basales como los escamados comparten la posesión de una barra infratemporal incompleta (además de un oído medio que evidencia una función de ajuste de impedancia y epífisis óseas como osificaciones independientes). De ello se deduce que el contacto entre el yugal y el cuadradoyugal no habría osificado y, consecuentemente, que el espacio para la musculatura aductora mandibular estaría optimizado en esa región.



Figura 153. *Kaikaifilusaurus avelasi*, ejemplar juvenil MPCA 301 mostrando el yugal derecho en vista dorsal (izquierda) y lateral (derecha). Escala: 5 mm.

La superficie lateral del yugal porta, en la esquina posteroventral de la órbita y el límite con el postorbital, un cúmulo de rugosidades periorbitales, el botón yugal. Otros elementos ornamentales del yugal de *K. avelasi* consisten en numerosas estrías que se dirigen posteriormente en un patrón radiante desde el botón yugal, llegando hasta el límite del escamoso.

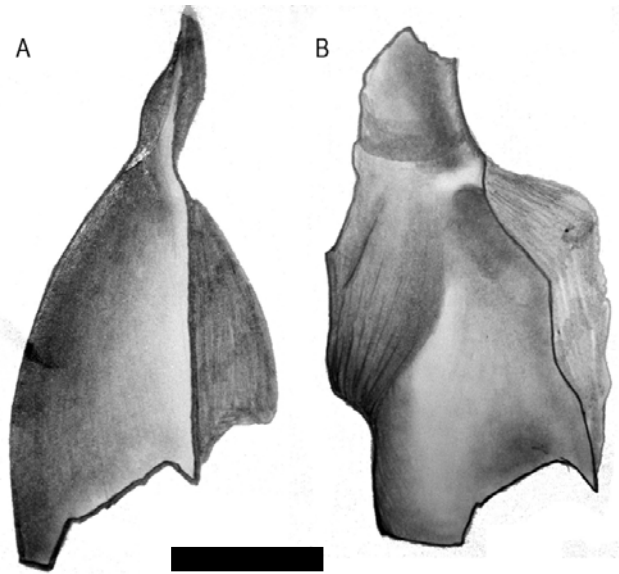


Figura 154. *Kaikaifilusaurus avelasi*, yugal izquierdo en vista dorsal (A) y lateral (B). Escala: 10 mm.

La presencia de un yugal tan desarrollado en *K. avelasi* se halla en concordancia con otros caracteres peramórficos de este taxón. Sin embargo, debe notarse también que Reynoso y Clark (1998) destacan que en *Zapatadon ejidoensis*, una forma muy ligada a los esfenodontinos, representada por un espécimen juvenil, el yugal es proporcionalmente de gran tamaño, así como lo es en especímenes juveniles de *K. avelasi*. Esta condición podría ser entonces pedomórfica.

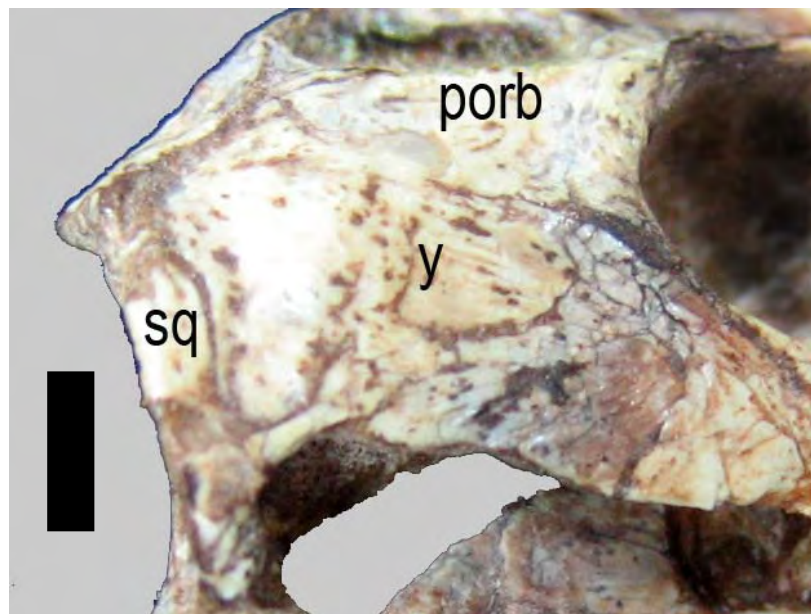


Figura 155. *K. avelasi*, MPCA 313 mostrando la region temporal cerrada. Escala: 2 mm.

## Paladar

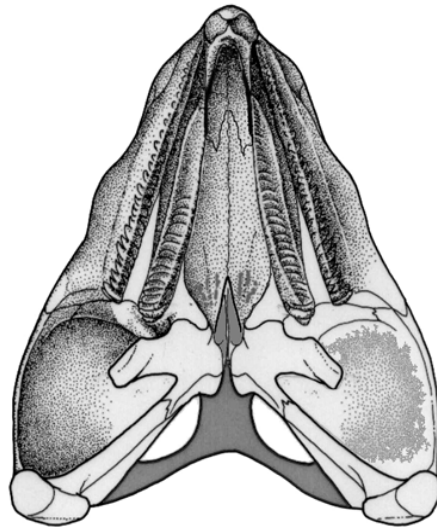


Figura 156. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Reconstrucción del ejemplar MPCA 300, en vista ventral. Nótese que en este espécimen no se ha preservado el basicráneo.

**Pterigoides:** El pterigoides es el elemento más grande del paladar de los esfenodontes. Es un hueso trirradiado que presenta tres grandes procesos que se unen en una zona central: el proceso anterior o palatino, amplio y dirigido anteromedialmente; el proceso lateral o transversal, que porta las alas pterigoideas y el proceso posterolateral o cuadrado que, en forma de fina barra, contacta a ese hueso. A través del mismo hueso, se comunica con la esquina posterior del cráneo.

El pterigoides contacta en su extensión al vomer, palatino, ectopterigoides, epipterigoides, basiesfenoides (a través de sus procesos basipterigoideos o trabéculas craneanas) y cuadrado. Cada pterigoides limita medialmente a la cavidad infratemporal por donde discurre la musculatura aductora.

Entre ambos pterigoides complementarios forman el centro del paladar, dejando entre ellos, sobre la línea media del cráneo una fenestra triangular, la vacuidad o ventana interpterigoidea (seno palatal y receso piriforme de Oelrich, 1956; receso piriforme de Estes *et al.*, 1988), que se abre posteriormente. Aunque en muchos lepidosaurios la ventana separa también a los palatinos y la parte posterior de los vómeres, dejando el llamado seno palatal (Oelrich, 1956), en los esfenodontes no se

extiende tan anteriormente y, de hecho, ni siquiera interactúa con los palatinos, separando solamente a los pterigoides y dejando el receso piriforme (Oelrich, 1956). La ventana interpterigoidea limitada a la separación de los pterigoides es un carácter que se aplica a Sphenodontia.

La ventana se mantiene abierta posteriormente en las formas basales (e.g., *Planocephalosaurus robinsonae*; *Diphydontosaurus avonis*). En formas como *K. avelasi*, la ventana se comprime posteriormente en virtud de un pequeño proceso medial del pterigoides, suavemente ornamentado, equivalente y tal vez homólogo al VPT (ventral process of pterygoid) de Bonaparte y Sues (2006), que limita medialmente a los procesos basipterigoideos. La ventana se cierra definitivamente por la interposición del basicráneo y en especial de los procesos basipterigoideos del basiesfenoides, que mediante una cápsula sinovial (perdida en *Sphenodon*) se unen al paladar en la zona de la muesca pterigoidea, una importante concavidad en la parte anterior del proceso cuadrado, fusionada al *meniscus pterygoideus*, que recibe los extremos distales de los procesos basipterigoideos, generalmente en estado cartilaginoso.

Por el importante desarrollo que los palatinos presentan en los esfenodontes, y en especial en los eupropalinales, los pterigoides quedan excluidos de los márgenes de la fenestra suborbital (Reynoso, 1996, c.18; Wu, 1994, c.35; Sues *et al.*, 1994, c.32; Apesteguía y Novas, c.26), tal como ocurre en los clevosaurios *C. hudsoni* y *C. brasiliensis* y también en *Homoeosaurus*, *Kallimodon*, *Sapheosaurus* y los esfenodontinos *Pamizinsaurus*, *Sphenodon* y *Cynosphenodon*. En este aspecto difieren de las formas basales *Diphydontosaurus* y *Brachyrhinodon*, del hiperespecializado *Palaeopleurosaurus* y del juvenil *Zapatadon*.

A la vez, como en *S. punctatus*, *Diphydontosaurus*, *Brachyrhinodon*, *Kallimodon* y *Palaeopleurosaurus*, los límites de la fenestra en *K. avelasi* son el palatino, ectopterigoides y maxilar (Sues *et al.*, 1994, c.33; Reynoso, 1997, c.46; Apesteguía y Novas, 2003, c.27), difiriendo de *Homoeosaurus* y los clevosaurios, en que el maxilar queda excluido de la misma (Bonaparte y Sues, 2006). En *K. avelasi*, la fenestra suborbital sólo es visible dorsalmente si al cráneo le son retirados todos los huesos del techo craneano; no es visible en vista palatal, pues se halla obliterada por el desarrollo del palatino y el ectopterigoides.

La región central del pterigoides, sobre la que convergen todos sus procesos, es considerada aquí como restringida entre el receso articular para el palatino hasta el

proceso ventral que estrecha posteriormente la ventana interpterigoidea. En la mayor parte de los esfenodontes, incluyendo a *K. avelasi*, la misma es corta y amplia. Sin embargo, en los esfenodontinos (e.g., *S. punctatus*) esta región es muy elongada, de una longitud equivalente a dos veces el ancho mínimo entre ambos pterigoides.

Considerando que tanto la ventana interpterigoidea como la región pterigoidea central se van estrechando a lo largo de la ontogenia de *K. avelasi* (ver “Ontogenia”) y que *S. punctatus* presenta el carácter pedomórfico de la retención de una ventana interpterigoidea de gran tamaño, se interpreta aquí que la región pterigoidea central de los esfenodontinos responde a los mismos procesos actuantes en ese clado.

El proceso palatino o anterior, amplio, de poco espesor y romboide, forma más de la mitad del techo de la boca. En vista ventral se extiende como un óvalo (sumando su contraparte) hasta contactar los vómeres en la región anterior, aunque sin alcanzar las coanas. Desde la región central del pterigoides, sobre el lado ventral del proceso palatino, surgen dos crestas de cada lado que por su posición y trayectoria deben resultar homólogas a las que portan dientes en formas basales como *Diphydontosaurus avonis* (Whiteside, 1986, Figura 3) o *Planocephalosaurus robinsonae* (Fraser, 1982).

El proceso transversal se proyecta lateralmente para ampliarse luego distalmente. Se halla en estrecha interrelación con el ectopterigoides. El proceso culmina en una superficie oval chata, el ala pterigoidea, que coincide con la posición del coronoides con la mandíbula ocluida y, por su posición tanto en *Sphenodon* (Gorniak *et al.*, 1982) como en *K. avelasi*, parece haber guiado el cierre de las mandíbulas. La medida del ala pterigoidea ha sido utilizada por Wu (2003) como evidencia de la presencia e importancia del músculo *pterygoideus atypicus*, originado en el ala pterigoidea y relacionado al movimiento anteroposterior de la mandíbula de los esfenodontes.

La parte anterior del proceso transversal articula con el ectopterigoides mediante una unión compleja que, según Whiteside (1986) es una de las uniones más fuertes del cráneo. De hecho, el ala pterigoidea está formada por una buena contribución del ectopterigoides, en su parte anterior. La sutura entre pterigoides y palatino queda evidenciada por una incisión en sentido medial, por la que queda definida una profunda “S” entre ambos huesos, tal como se observa, en forma más acusada, en *Sphenodon*.

Si bien en taxones no eupropalinales la intrusión de los palatinos marca un receso en el contorno de los pterigoides, el carácter se relaciona al arco que la dentición palatina describe en sentido medial. En formas eupropalinales como *K. avelasi* y *S. punctatus*, donde la dentición palatina es recta y lejana a los pterigoides, la inflexión

sigue presente, lo que la independiza del primer caracter y destaca su posible función en el refuerzo de la estructura del paladar.

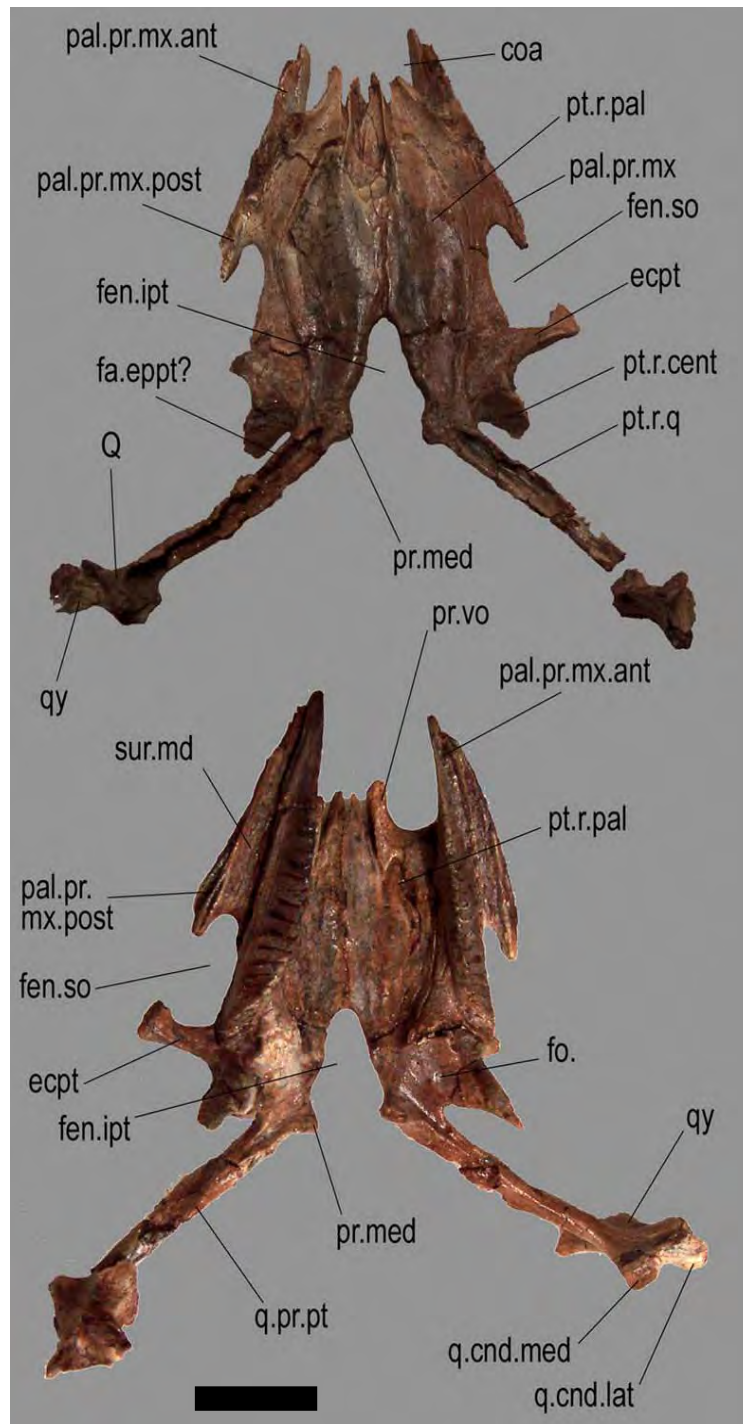


Figura 157. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 306. Complejo palatinos-pterigoides-ectopterigoides-cuadrados-cuadradoyugales en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo). Escala: 10 mm.

Posteriormente, cada pterigoides lleva el proceso cuadrado, largo y comprimido lateralmente, que abarca aproximadamente la mitad de la longitud del hueso. El proceso cuadrado presenta una suave concavidad medial y una profunda concavidad dorsal, mientras que su cara anterolateral es convexa. Se extiende posterolateralmente hasta articular con el proceso pterigoideo del cuadrado.

La parte anterior del proceso cuadrado lleva en la cara dorsal, una faceta para el epipterigoides que se conoce también como fosa columelar (*fossa pterygoidei* Jollie, 1960).

**Palatino:** Los palatinos acompañan medialmente a los maxilares. Cada palatino porta tres procesos: el proceso vomerino, anteromedialmente, el proceso pterigoideo posteriormente y el proceso maxilar anterolateralmente. El proceso vomerino queda dorsal al pterigoides y al vomer, por lo que no se aprecia en vista ventral con los elementos en articulación pero sí en la vista dorsal.

En *K. avelasi* se extiende a un costado del borde anteromedial, dejando anteriormente una incisura profunda que forma el borde posterior de la coana o fenestra exocoanal.

El proceso maxilar consiste en una unión robusta que acompaña al palatino anterolateralmente durante aproximadamente la mitad de su longitud, lo que es mucho más extenso que en *Clevosaurus hudsoni* o en *Sphenodon*. La extensión de la unión implica un importante refuerzo en la estructura del aparato masticador. Posteriormente, el proceso maxilar forma el borde anterior de la fenestra infraorbital. Anteriormente, suprayace parte del borde del maxilar a la altura del final de la órbita haciendo de techo para el foramen maxilopalatino.

En la mayor parte de los esfenodóntidos, el proceso pterigoideo se proyecta posteromedialmente como una unidad, formando el margen medial de la fenestra infraorbital y, a la vez, acercando la dentición palatina hasta muy cerca de los procesos basipterigoideos. Sin embargo, en los esfenodontidos eupropalinales el proceso pterigoideo acompaña el desarrollo del maxilar y los dientes siguen la misma dirección del desarrollo de este hueso.

Esa particularidad se logra de dos modos alternativos en los dos linajes eupropalinales. En *Sphenodon*, el proceso pterigoideo se amplía lateromedialmente formando una amplia superficie cuadrangular que en su borde lateral acompaña al



maxilar mientras que en el medial acompaña al pterigoides. En el caso de *K. avelasi*, el proceso pterigoides presenta un robusto sector dentado que acompaña al maxilar, a la vez que emite una faceta de modesta extensión que se dirige medialmente hacia los pterigoides, que son muy amplios.

El techo palatino de *Kaikaifilusaurus* es mucho mas angosto que el de cualquier otro esfenodonte terrestre en su parte anterior, ya que forma una cámara muy cerrada por la dentición palatina.

En vista dorsal, presenta, como otros esfenodontes, aún eilenodontinos (e.g., Evans, 1992), una zona tuberosa anterior que forma la faceta del prefrontal, ubicada por encima de la faceta maxilar y separada de ésta por una incisura para el pasaje del nervio V. El resto del borde dorsal del hueso esta densamente foraminado.

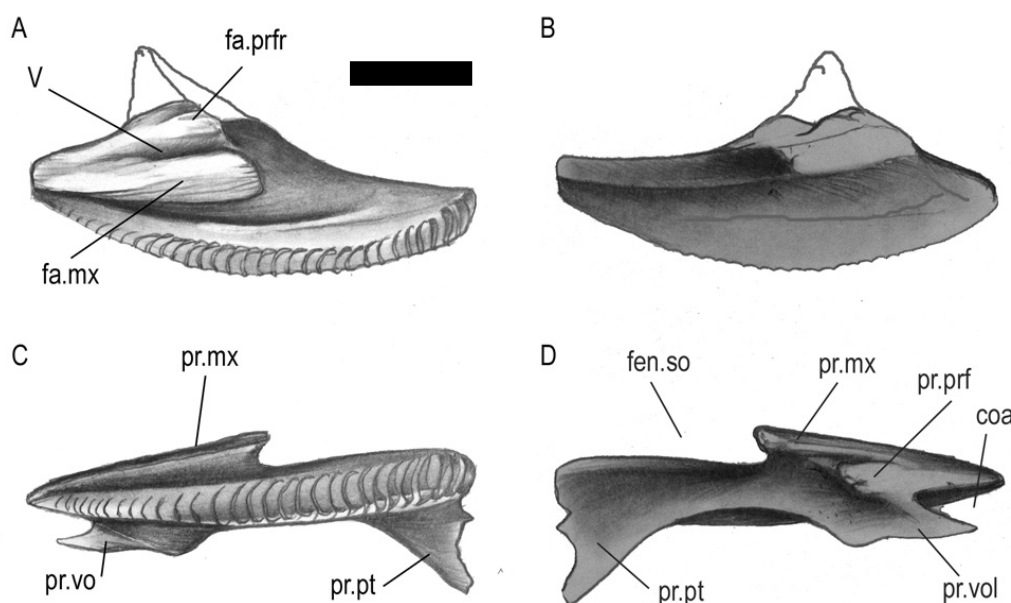


Figura 158. *Kaikaifilusaurus avelasi*, palatino izquierdo en vista lateral (A), medial (B), ventral (C) y dorsal (D). Escala: 10 mm.

**Dentición palatina:** La dentición palatina cumple una función crucial en esfenodontes. La hilera dentaria lateral funciona como un riel por donde se desliza la mandíbula, mientras que la región anterior, en algunos casos, funciona como una punta de ruptura para materiales duros. En el registro fósil hallamos esto en *Polysphenodon* y *Brachyrhinodon*, donde los dos o tres dientes anteriores del palatino se hallan agrandados sustancialmente.



Por otro lado, un diente de empalamiento se desarrolla también en los esfenodontinos, pero es uno solo, el primero del palatino (stabbing palatine).

En *Kaikaifilusaurus* no existe ninguna estructura positiva que pueda funcionar como punta de quiebre, sino más bien, la hilera palatina se va perdiendo a la vez que asciende. Esta diferencia en estructura y, consecuentemente, en el modo de emplear el cráneo como elemento desmenuzador del alimento, debe haber tenido importantes implicancias en otras estructuras óseas así como en la musculatura.

A la vez, la estructura del palatino en *K. avelasi* está limitada por las rectas hileras dentarias palatinas que corren paralelas a las hileras maxilares. Formas basales como *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus* presentan numerosas hileras dentarias en el paladar, como las de lepidosauromorfos basales, carácter que es retenido en el clevosaurio *Planocephalosaurus*. *Rebbanasaurus* conserva dos hileras. En esfenodóntidos más derivados, sólo permanece una única hilera de dientes palatinos.

Los dientes palatinos de *Opisthias*, *Sphenodon* y los del esfenodontino del Jurásico Medio de Inglaterra (Evans, 1992) son diferentes de los de *Clevosaurus*, *Polysphenodon*, *Brachyrhinodon* y *Kallimodon* (Cocude-Michel, 1963) al poseer pequeños rebordes posterolaterales, también presentes en *Godavarisaurus* (Evans *et al.*, 2001).

La dentición palatina de *K. avelasi* está compuesta de piezas mas pequeñas, menos escuamiformes, mas amplias y mas densamente empaquetadas que en el maxilar. En su forma principal, recuerda la de algunos palatinos asignados a *Opisthias* al tener un reborde posterolabial único. Dicho reborde oculta el borde anterior del diente siguiente. Un extenso sobrecrecimiento de dentina cubre las bases de los dientes.

**Ectopterigoides:** Los ectopterigoides (*transpalatino* de De Beer, 1937; *transversum* Beddard, 1905; Gaupp, 1906; Wellborn, 1933) son huesos pequeños y angulosos que forman el borde posterolateral de la fenestra suborbital. Cada ectopterigoides de *K. avelasi* consiste en una barra curva, con una faceta posterior bastante alta y algo cóncava y un borde anterior semicilíndrico. El hueso culmina en un proceso lateral o maxiloyugal y uno medial o pterigoideo.

El proceso lateral del ectopterigoides contacta la superficie posterior del maxilar y el proceso maxilar del yugal, tal como se da también en *Clevosaurus brasiliensis*. Para ello, la dirección transversal de su diáfisis cambia abruptamente en ángulo recto,

extendiéndose anteriormente por un corto tramo que limita medialmente a la fenestra suborbital y acompaña lateralmente el desarrollo de la cara medial del maxilar.

El proceso medial presenta dos ramas. La rama pterigopalatina o anterior presenta dos facetas, una dorsal y una ventral, que abrazan firmemente entre ambas al pterigoides y al palatino fortaleciendo las alas del pterigoides. La rama pterigoidea posterior es muy breve y refuerza lateralmente al ala del pterigoides.

En vista dorsal, sobre la parte posterior del palatino y anterior del ectopterigoides, se encuentran dos profundos forámenes, uno sobre el límite exacto de esos huesos con el pterigoides y otro, más conspicuo, hacia la mitad del ancho del palatino.

En *Kaikaifilusaurus avelasi* los ectopterigoides son únicos ya que se encuentran expandidos y orientados transversalmente de modo que cierran la fenestra suborbital en su vista ventral, un carácter único en Sphenodontia. Al prepararse la región en vista dorsal, la fenestra suborbital demostró estar preservada internamente.



Figura 159. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 306. Ectopterigoides derecho en vista dorsal (arriba) y ventral (abajo). Escala: 2 mm.

**Vómer:** Los vómeres constituyen la parte anterior del techo palatino (*prevómeres* de Camp, 1923; Williston, 1925; de Beer, 1937; Kluge, 1962). Forman el borde medial de cada fenestra vomeronasal externa anterolateralmente y cerca de  $\frac{3}{4}$  del largo del borde medial de cada fenestra exocoanal posterolateralmente, por lo que su contorno lateral es suavemente cóncavo. Los vómeres articulan entre si sobre los  $\frac{2}{3}$  anteriores de su longitud y estan separados del margen posteroventral del premaxilar y el proceso premaxilar del maxilar por tejido conectivo.

Cada vomer es triangular, dorsalmente cóncavo y presenta anteriormente un pequeño surco lateral cercano al foramen vomerino, el surco lacrimal. Ventralmente, cada vomer presenta una superficie plana que se amplía posteriormente y cuyo borde lateral está elevado o, como describe Whiteside (1986), enrollado formando un tubo que constituye el borde medial de la coana.

Hay una pequeña muesca anterior al surco lacrimal que corresponde al borde medial de la fenestra vomeronasal externa.

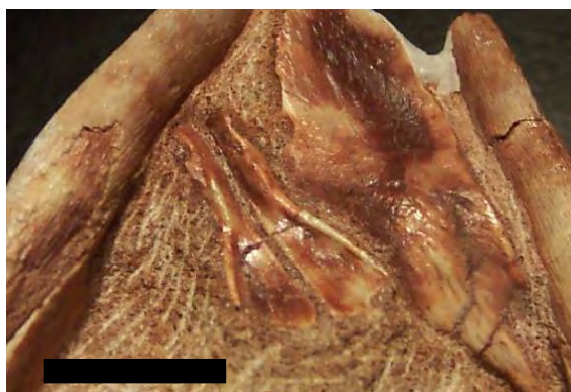


Figura 160. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 315, ejemplar joven (EO $\beta$ ) mostrando los vómeres pareados pero fuera de posición. Escala: 5 mm.

Anteriormente, los vómeres presentan facetas de articulación con los premaxilares, aunque esta relación es difícil de evaluar en vista ventral. Los límites deben hallarse hacia la parte posterior de las coanas. Anterolateralmente, los vómeres presentan procesos con los que contactan a los septomaxilares, tal como se aprecia en *S. punctatus*.

Posteriormente, los vómeres contactan a los pterigoides, mientras que posterolateralmente contactan a los palatinos, quedando cubiertos por sus procesos

vomerinos. Sobre su contacto posterolateral con los palatinos, casi sobre el borde lateral, cada vomer presenta un orificio importante, presuntamente vascular.

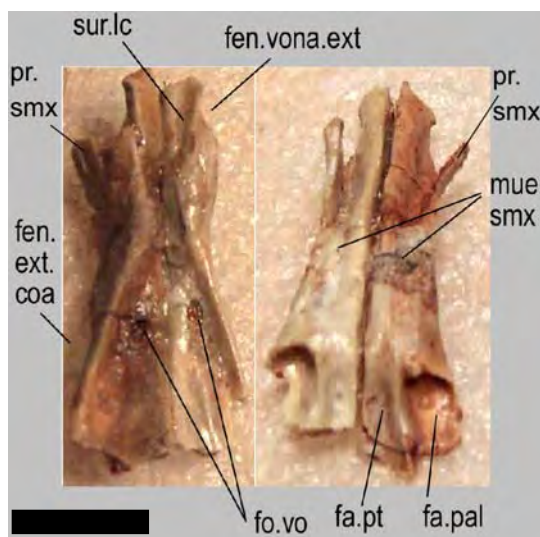


Figura 161. *Kaikaifilusaurus avelasi* (MPCA 305), vómeres pareados en vista ventral (izquierda) y dorsal (derecha). Escala: 3 mm.

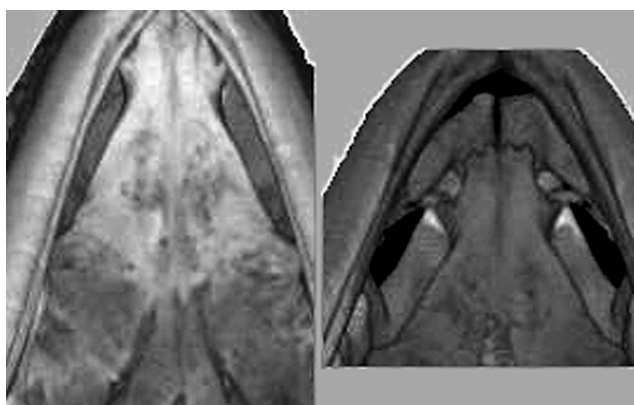


Figura 162. *Sphenodon punctatus*. Vómeres en vista ventral (izquierda) y posteroventral (derecha) mostrando sus relaciones anteriores con los premaxilares y anterolaterales con los septomaxilares. Modificado de [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org).

Así, los vómeres serían relativamente pequeños frente a la gran extensión anteroposterior de los pterigoides. Comparando esta situación con la de *Sphenodon punctatus* y los demás esfenodóntidos, puede deducirse que mientras en *Sphenodon punctatus* existe una tendencia general neomórfica que se evidencia en sus desproporcionadas órbitas, fenestras supratemporales y cavidad interpterigoidea, en *Kaikaifilusaurus* la

tendencia es opuesta, lo que se refleja en lo reducido de exactamente las mismas estructuras más el enorme tamaño y el exceso de osificación de los huesos laterales del cráneo, tanto postorbital como yugal.

Los vómeres de *K. avelasi* carecen de cualquier traza de dentición como la presente en formas mas basales (e.g., *Planocephalosaurus*, Fraser, 1982, p. 716).

**Cuadrado:** El cuadrado es un hueso de origen endocondral que en vista lateral presenta forma de “C”. Provee el contacto con el articular de la mandíbula (Oelrich 1956). Se contacta posteroventralmente con el margen ventral del escamoso con quien contribuye para formar la cresta timpánica en su lado dorsal.

Su cara dorsomedial contacta al extremo ventrolateral del proceso paraoccipital del complejo otoccipital y, más ventralmente, emite una fina lámina de hueso que se extiende anteromedialmente y se fusiona al proceso cuadrado del pterigoides. Esa lámina queda delimitada posteroventralmente por un robusto y cilíndrico proceso que porta un canal dorsal compartido con el pterigoides. La cara anterior del cuadrado contribuye al margen posterior de la reducida fenestra infratemporal.

En los escamados, el cuadrado queda unido al resto del cráneo mediante una articulación sinovial (Malan, 1941; Oelrich 1956), pero no en los esfenodontes, donde la articulación es fija a lo largo de un extenso reborde de contacto posterior.

Ventralmente, el cuadrado porta una faceta condilar doble (Oelrich 1956) con la que contacta al hueso articular de la mandíbula. El cóndilo es convexo y alargado anteroposteriormente de modo que encaja en el surco doble del articular. Las dos mitades del cóndilo son semejantes, pero el cóndilo medial es algo mayor. La parte posterolateral del cóndilo no es visible por estar tapado por el hueso cuadradoyugal que, si bien pequeño, contribuye dorsalmente a formar el borde de la membrana timpánica.

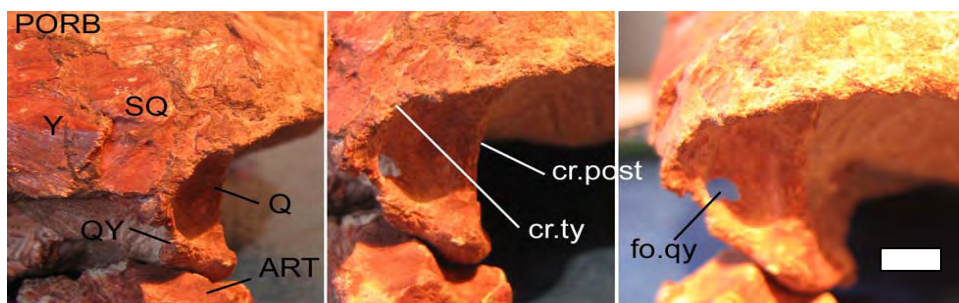


Figura 163. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPC 303 (adulto) en vista lateral, posterolateral y posterior (de izquierda a derecha) mostrando las estructuras de interés anatómico presentes en el cuadrado. Escala: 5 mm.



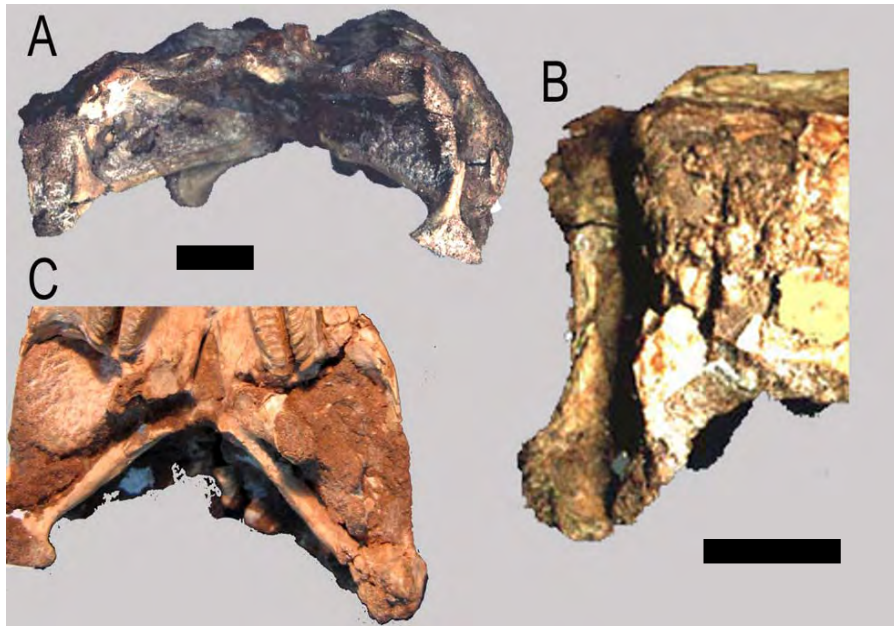


Figura 164. *Kaikaifilusaurus avelasi*, MPCA 300 (holotipo), mostrando el cuadrado en vista posterior (A), lateral (B) y ventral (C). Escala: 10 mm.

En vista posterior (occipital), el complejo cuadrado-cuadradoyugal es alto y angosto dorsalmente; con una altura de cerca del doble del ancho de su base.

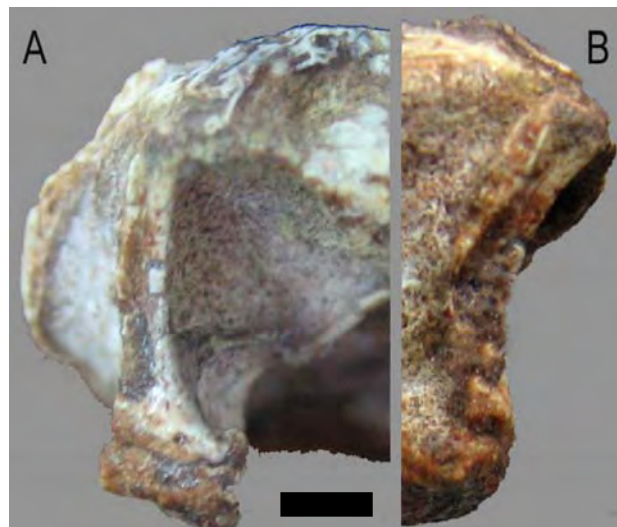


Figura 165. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 313. Cuadrado de espécimen juvenil en vista posterior (A) y lateral (B) mostrando las estructuras del cuadrado y cuadradoyugal. Nótese la ausencia del escamoso y la carencia del proceso retroarticular. Escala: 1 mm.

El cuadrado de *K. avelasi* presenta en vista posterior una fuerte cresta central, la cresta posterior (Robinson, 1973), que determina dos zonas cóncavas a ambos lados; la medial, que se extiende a lo largo de toda la región posterior del cráneo fusionándose con el pterigoides, y la lateral o emarginación lateral del cuadrado de Reynoso (1997) que forma la concavidad o concha auditiva (Whiteside, 1986). Esta concavidad se continúa dorsalmente a lo largo del borde lateral engrosado del cuadrado, la cresta timpánica, proveyendo parte de la inserción a la membrana timpánica, que se habría continuado en el borde del proceso retroarticular de la mandíbula. Sin embargo, como el mismo es pequeño y abruptamente girado hacia arriba, la membrana habría sido de forma muy particular.

A la mitad de la concavidad posterior un conspicuo foramen, el foramen cuadradoyugal, atraviesa el hueso y contribuyen a sus márgenes tanto el cuadrado como el cuadradoyugal. A diferencia de *Sphenodon* y los pleurosaurios, el foramen es pequeño en relación al tamaño del cuadrado. El foramen habría servido, como en *Sphenodon*, para el pasaje de la vena mandibular (O'Donoghue, 1920).

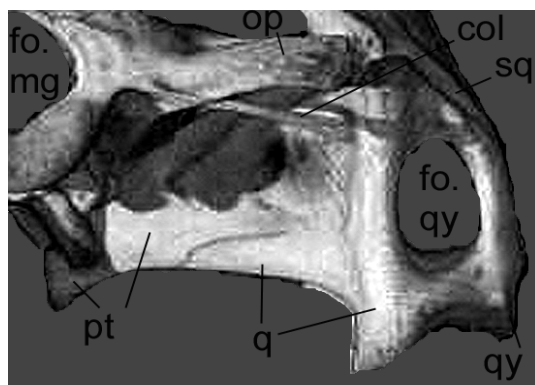


Figura 166. *Sphenodon punctatus*. Vista occipital de parte del cráneo mostrando las relaciones del cuadrado con los huesos y estructuras circundantes. Modificado de [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org).

Si bien en *Homoeosaurus*, la región del cuadrado es similar a la de *Sphenodon* y Robinson (1973) sugirió la posibilidad de que la mayoría de los esfenodontes desde el Triásico carecieran de membrana timpánica, *Kaikaifilusaurus*, *Clevosaurus* y muchos más esfenodóntidos muestran una estructura auditiva que difiere de la de *Sphenodon*.

Como en *K. avelasi*, *Clevosaurus hudsoni* muestra en el borde ventral del supratemporal y parte del escamoso una gran curva continua a lo largo del borde lateral

del cuadradoyugal que forma un margen curvo y habria permitido alojar una membrana timpánica de buen tamaño.

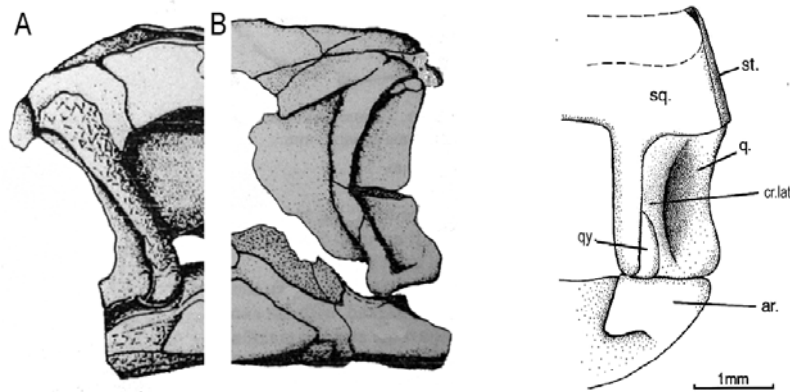


Figura 167. *Clevosaurus petilus*, región del cuadrado en vista derecha (A) e izquierda (B). Modificado de Wu (1994). A la derecha, cuadrado de *Pamizinsaurus tlayuanensis* (IGM 6854) en vista lateral izquierda, mostrando una curvatura leve.

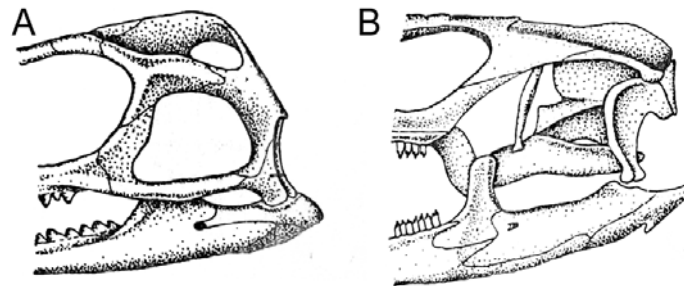


Figura 168. Región lateral del cráneo mostrando los cuadrados y posición de la membrana timpánica en *Sphenodon punctatus* (A) y *Ctenosaura pectinata*. Compárense con la misma región en *K. avelasi* (siguiente), con una cresta timpánica bien desarrollada pero un proceso retroarticular pequeño y girado. Modificado de Wu (1994).

En lepidosauromorfos basales, el curvo borde ventral del escamoso y posterior del cuadradoyugal también formaban parte de la membrana timpánica (Robinson, 1973). En *Kuehneosaurus*, la membrana la formaban la cresta timpánica del cuadrado y el borde ventral del escamoso, mientras que en lagartos modernos, la cresta timpánica de la concavidad del cuadrado forma casi la mitad del contorno de la membrana, una membrana que ha incrementado su tamaño en la evolución del grupo (Robinson, 1973).



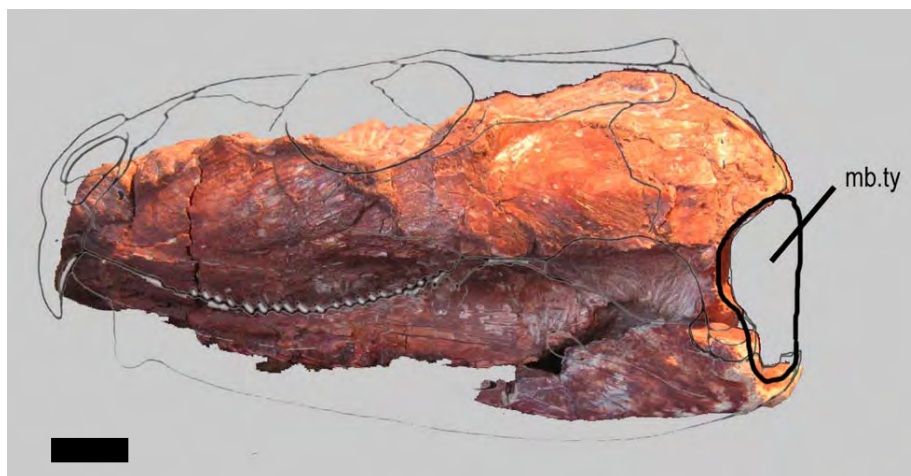


Figura 169. *K. avelasi*, MPCA 303. Ejemplar adulto mostrando el lugar que habría ocupado la membrana timpánica y el importante espacio disponible, provisto por el escamoso, cuadrado y proceso retroarticular. Escala: 10 mm.

De hecho, esa autora sugirió que el aislamiento de los huesos craneanos del sistema acústico que se desarrollaba basado en la membrana timpánica, se benefició de la fenestra infratemporal abierta, la junta sinovial de la mandíbula y el cartílago intercalar del cóndilo cefálico del cuadrado, presente en escamados.

Por otro lado, tanto la altura dorsoventral del cuadrado (mínimo en *Sphenodon* y los pleurosaurios) como el grado de curvatura anterior de su margen lateral óseo permiten cierta medición del tamaño de la membrana.

**Cuadradoyugal:** El cuadradoyugal se ha preservado como un elemento adosado al cóndilo lateral del cuadrado. El único ejemplar en el que se ha preservado adecuadamente es en MPCA 303. El cuadradoyugal está formado por una fina lámina ósea que se adosa a la vista lateral del cuadrado dejando entre ellos un pequeño foramen cuadradoyugal.

A diferencia de lo que ocurre en *Clevosaurus* (Robinson, 1973; Fraser, 1988), el cuadradoyugal de *K. avelasi* no se extiende a lo alto de todo el cuadrado sino apenas cubriendo lateralmente el cóndilo lateral del cuadrado y contribuyendo a delimitar el foramen cuadradoyugal.

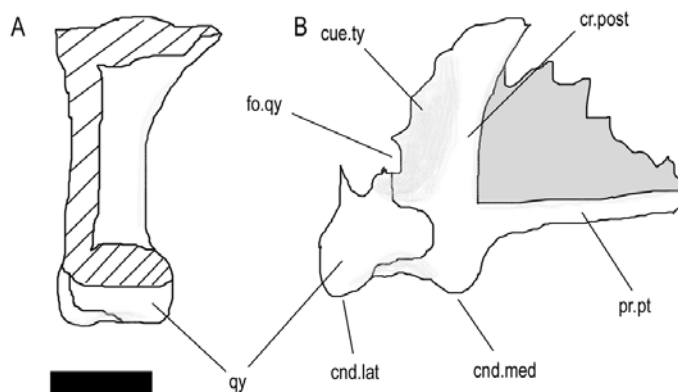


Figura 170. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 303. Especimen adulto en vista lateral (A) y posterior (B) mostrando las estructuras del cuadrado y cuadradoyugal. Escala: 10 mm.

Entre ambos huesos forman la concavidad o concha posterior del cuadrado, cuya parte más curva es conocida como cresta timpánica. La misma difiere de la de los escamados, que sólo está formada por el cuadrado. Si bien según Robinson (1973) los esfenodontidos no presentan dicha concavidad, la misma es evidente en *K. avelasi*. La cresta timpánica enmarca parte del borde de la membrana timpánica, que se continua en el proceso retroarticular de la mandíbula (ver audición).

Es destacable que el cuadradoyugal no llega a tapar al cuadrado en vista lateral, por lo que queda claro que el hueso, reducido, no emitía una prolongación anterior capaz de cerrar la fenestra infratemporal.

**Basicráneo:** El basicráneo de *Sphenodon*, debido a las peculiaridades evolutivas de este esfenodontino, mantiene muchas de sus partes poco osificadas (Säve-Söderbergh, 1947), por lo que las mismas no resultan de fácil comparación, ya sea con lacertilios o con esfenodontes fósiles. La región orbitotemporal o pared del basicráneo no osifica, lo que también ocurre en otros lepidosaurios conocidos (Gans, 1979). Por ello, el principal elemento de comparación lo constituyen las estructuras del piso y serán las principales a describir. La articulación con los parietales (mediante los procesos ascendentes del *tectum synoticum*) y los escamosos (mediante los procesos paraoccipitales) no se han preservado.

El piso del basicráneo como unidad articula con los pterigoides (mediante los procesos basipterigoideos), los epipterigoides y con la columna vertebral (mediante el cóndilo occipital y la musculatura flexora y extensora del cuello, según Oelrich, 1956).

Siguiendo a Säve-Söderbergh (1947), el basicráneo de los lepidosaurios puede dividirse en una región orbitotemporal y una otoccipital. La primera está compuesta por el orbitoesfenoides o septo interorbital, el basicráneo propiamente dicho y la región pituitaria. La región otoccipital incluye un complejo esfenoideo formado por un basiesfenoides autostósico, un paraesfenoides alostósico (Patterson, 1977; Rieppel, 1993) y un basioccipital posteroventral.

Puede incluirse también en este conjunto un techo supraoccipital, los proóticos anterolaterales y los opistóticos y exoccipitales posteriores (que pueden fusionarse en un elemento otoccipital único en adultos). El límite entre ambas regiones se define por la salida del foramen trigémino (V) y el borde posterior de la fosa hipofisial, es decir, la *dorsum sellae* (Torres-Carvajal, 2003).

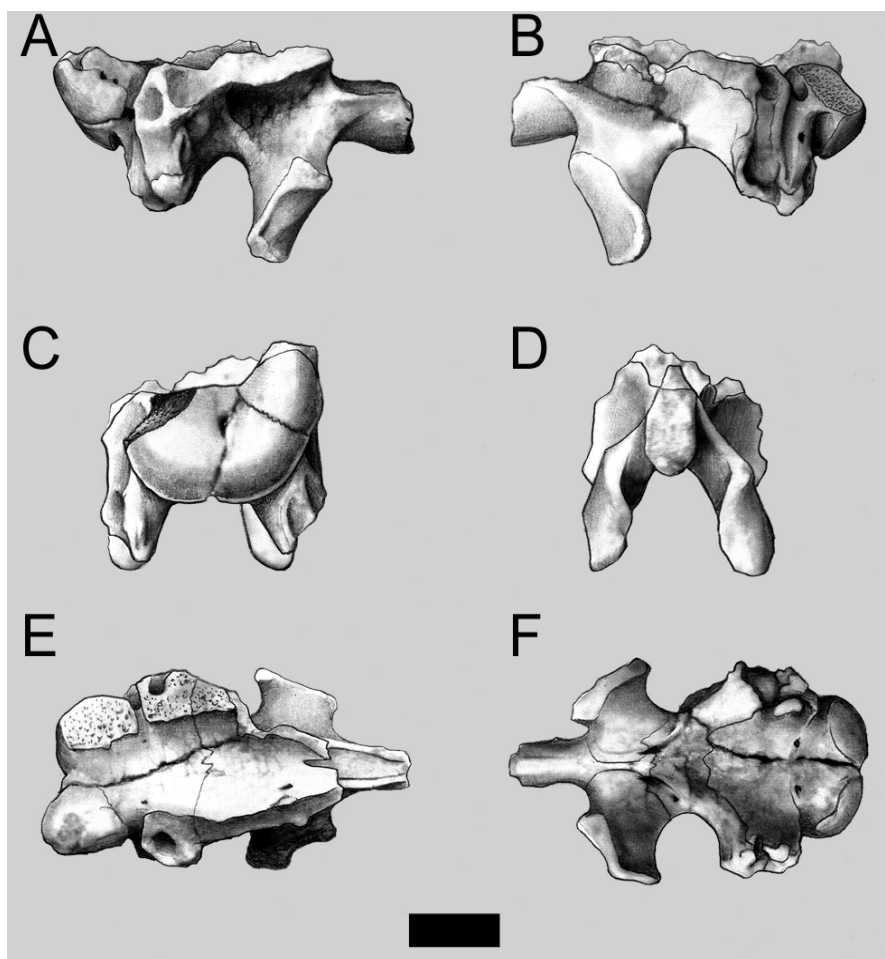


Figura 171. *K. avelasi*. MPCA 305. Piso del basicráneo en vista lateral derecha (A), izquierda (B), posterior (C), anterior (D), dorsal (E) y ventral (F). Escala: 10 mm.

En varios ejemplares de *K. avelasi* se ha preservado y preparado el piso del basicráneo, con sus elementos constituyentes que son, de adelante hacia atrás, el paraesfenoides, formando parte del rostro esfenoidal y extendiéndose posteriormente como placas cobertoras; el basiesfenoides, con los procesos basipterigoideos y el basioccipital, formando parte del cóndilo occipital y los tubérculos basales o esfenoccipitales. A diferencia de muchas otras especies (e.g., *Planocephalosaurus*), todas las suturas entre estos huesos son bien distinguibles en *K. avelasi*, lo que describe sin dudas el estado no senil del espécimen en estudio.

En *Kaikaifilusaurus*, como en clevosaurios, el límite entre para y basiesfenoides es evidente aún en adultos como un fino surco horizontal. El paraesfenoides culmina anteriormente en un proceso cultriforme de base robusta que bisecta la cavidad interpterigoidea.

**Basioccipital:** El basioccipital, como parte posterior de la placa basal del embrión, se ubica entre las cápsulas óticas, formando el piso posterior del basicráneo y la parte medial y mayor del cóndilo occipital, que tiene aquí forma de medialuna. De ese modo, forma también el margen ventral del *foramen magnum*.

El hueso se contacta dorsalmente sin fusionarse con los exoccipitales a ambos lados, tal como ocurre en *Clevosaurus hudsoni*; anterior y anterolateralmente limita con el complejo esenoideo y anterodorsalmente con los procesos inferiores de los proóticos, no preservados.

La parte del basioccipital que forma el cóndilo occipital (*proceso basioccipital* de Kälin, 1933) es posteriormente convexa, como en *Prolacerta* y *Youngina capensis*, y dorsalmente cóncava y, como se ha dicho, en forma de medialuna. La región más compleja es la que se halla en el centro de su parte dorsal.

En vista posterior, el cóndilo presenta una muesca dorsoventral presente en todos los especímenes, la muesca postcondilar, que limita dorsalmente, ya sobre el piso del borde del *foramen magnum*, con la faceta axial. La muesca posterior ocurre también en *Sphenodon* (Maisch y Matzke, 2006).

Esta faceta, que se amplía anteriormente adquiriendo forma de lágrima en vista dorsal, no se encuentra excavada sino que es una elevación sobre el piso del basioccipital. Es posible que su forma sea reflejo de la movilidad del proceso odontoides del axis, mas fijo sobre el borde del basioccipital, y mas móvil en la region libre, hacia delante.

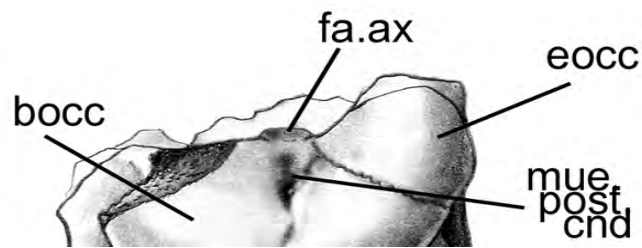


Figura 172. *K. avelasi*. MPCA 305, cóndilo occipital en vista posterior.

La concavidad de la parte posterior del basioccipital se continúa anteriormente a través de la placa basioccipital en el basiesfenoides formando la cavidad craneana (Whiteside, 1986).

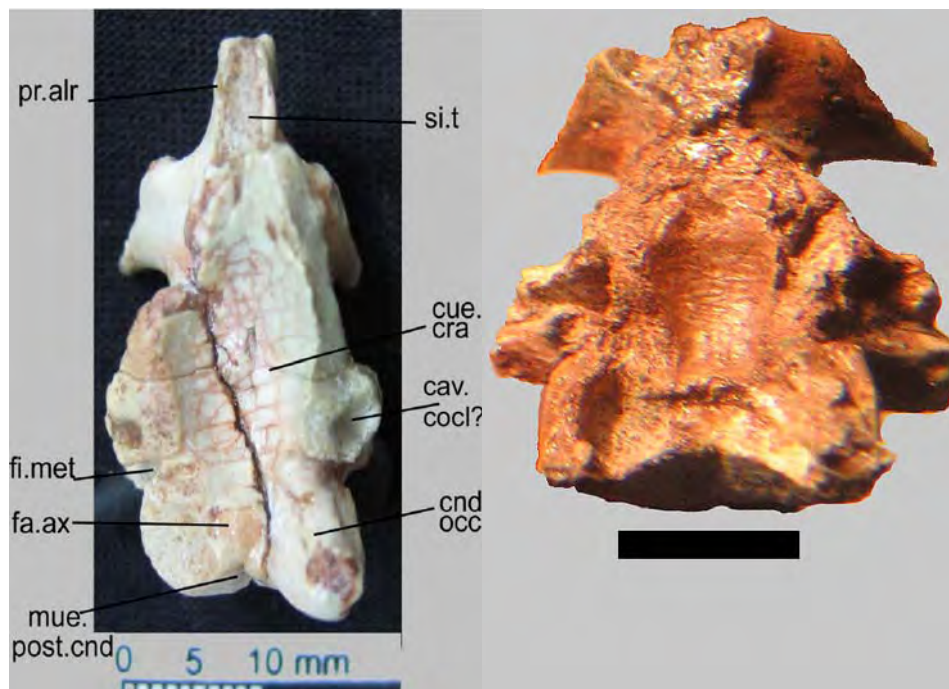


Figura 173. *K. avelasi*. Piso del basicráneo en vista dorsal de MPCA 305 (izquierda) y MPCA 306 (derecha). La escala del ejemplar de la derecha es de 10 mm. Nótese las arrugas transversales de la cuenca craneana.

La región extracondilar del basioccipital es reducida, como ocurre en otros lepidosaurios, a diferencia de los arcosauiromorfos así como de lepidosauiromorfos basales (Maisch y Matzke, 2006). A mitad de la superficie dorsal del basioccipital,

dividiendo la cavidad craneana, se presenta una cresta longitudinal central, muy baja en *K. avelasi* y muy marcada en *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986). La depresión somera, inmediatamente anterior a los tubérculos basales, se continúa en el basiesfenoides.

En vista ventral, el basioccipital se encuentra mayormente cubierto por parte del paraesfenoides que tiene allí forma de placa. De hecho, la fontanela basicraneana propia del contacto ventral entre el basioccipital y el basiesfenoides, queda cubierta por la placa paraesfenoidal.

En vista lateral, y a ambos lados, el basioccipital forma gran parte (aunque no la totalidad) de unos cortos procesos ventrolaterales, los tubérculos basales de Zalusky *et al.* (1980) o basioccipitales de Jollie (1960), también conocidos como esfenoccipitales. Éstos se extienden desde el margen posterolateral, recibiendo las inserciones de los músculos *longus capitis* (Rieppel y Zaher, 2000) o *longissimus capitis* (Whiteside, 1986).

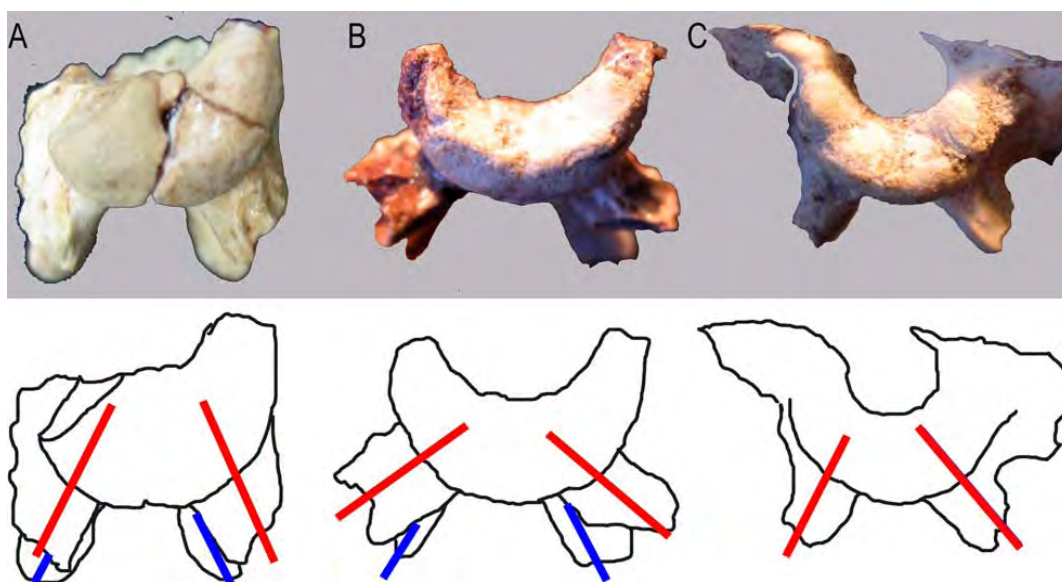


Figura 174. *K. avelasi*. Basicráneos en vista occipital mostrando la variación en angulación en los procesos basioccipitales (rojo) y los procesos basipterigoideos (azul). A (MPCA 305) y B (MPCA 306) corresponden a ejemplares subadultos mayores que el holotipo (estadio  $\gamma$ ). C corresponde a un ejemplar joven (estadio  $\beta$ ).



Figura 175. *S. punctatus*. Basicráneos en vista occipital mostrando la variación en angulación en los procesos basioccipitales (rojo) y los procesos basipterigoideos (azul). Modificado de [www.digimorph.com](http://www.digimorph.com).

En *Milleretta*, así como en *Youngina capensis* y *Prolacerta broomi* (Gow, 1975), se ha propuesto la inserción de los músculos subvertebrales en ese lugar. A lo largo del borde del escalón entre el basioccipital y el cóndilo, se insertarían, de acuerdo a lo observado en arcosaurios, los músculos *basioccipitovertebralis* y *occipitotransversalis profundus* (Iordansky, 1973).

La vista lateral en lepidosaurios difiere en la condición divisa o indivisa de la fisura metótica, un espacio originado en el condrocráneo, que persiste como tal en el osteocráneo.

En escamados y arcosaurios, la condición dividida de la fisura metótica resulta en la existencia de una abertura anterior y una posterior. La anteriores conocida como *fenestra rotunda*, *fenestra pseudorotunda* (para distinguirla de la no homóloga *fenestra rotunda* de los mamíferos, de Beer, 1937, pp. 263), foramen coclear (e.g., Gaupp, 1900; Shiino, 1914) o *apertura lateralis recessus scalae tympani*, mientras que la posterior es conocida como foramen yugular o del vago (Gower y Weber, 1998). Por este último discurren la vena yugular y los nervios vago (X) y variablemente el glossofaríngeo (XII).



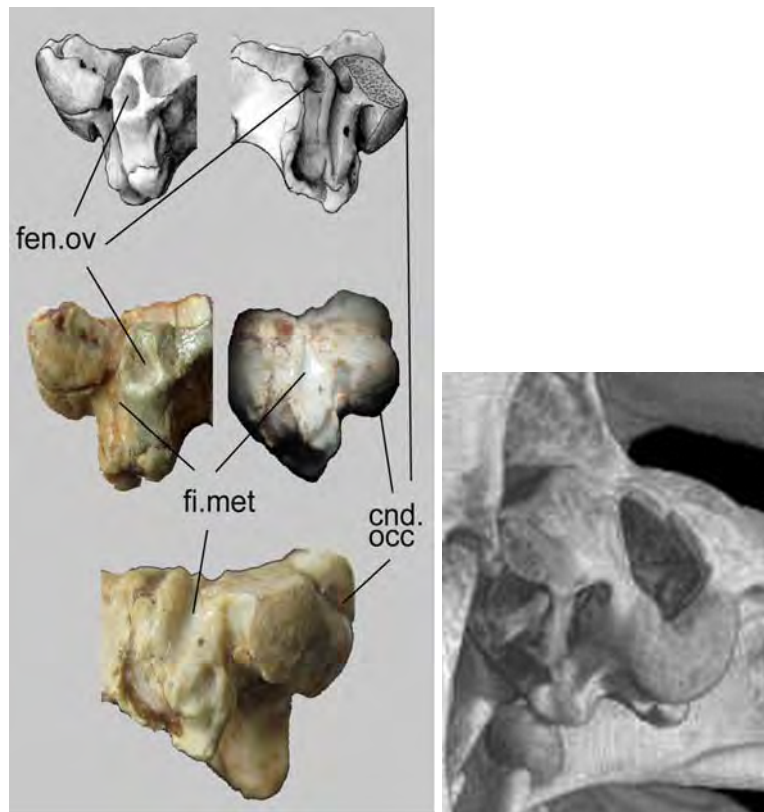


Figura 176. *K. avelasi*, basicráneo en vista lateral (izquierda, arriba y centro) y posterolateral (izquierda, abajo). A la derecha, *S. punctatus* en la misma vista. La última modificada de [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org).

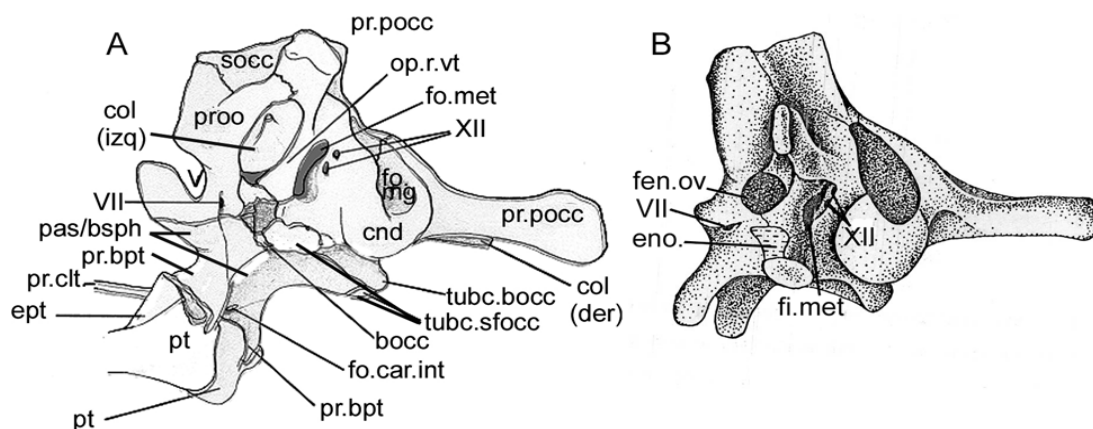


Figura 177. *S. punctatus*. Basicráneo en vista posterolateral mostrando las estructuras de importancia. Tomado de Gower y Weber (1998) y Wu (1991).

En *Sphenodon*, la fisura metotica no está subdividida por ningún tipo de comisura osificada por lo que, siguiendo a Walker (1985, 1990), Rieppel (1985) y Gower y Weber (1998), se la debe llamar forámen metótico.



Difiriendo, Wu (1991, 1994) sostiene que esto en los esfenodóntidos de China, sí hay una división y, consecuentemente, una fenestra rotunda o pseudorotunda, evidencia de una membrana timpánica secundaria. En su reconstrucción del basicráneo de *Sphenodon* la incluye también.

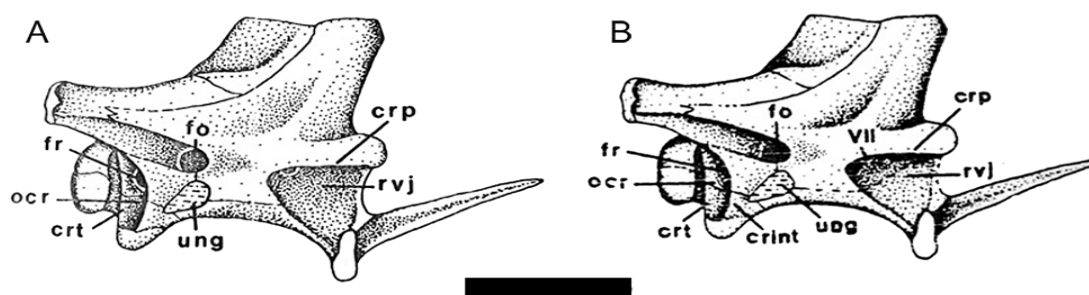


Figura 178. Reconstrucción e ilustración de los basicráneos de *Sphenodon punctatus* (A) y *Clevosaurus wangi* (B). Modificados de Wu (1994). Nótese que el autor identifica en ambos casos una fenestra rotunda (fr), que debería estar ausente en *Sphenodon*, donde la fisura metótica (o forámen metótico por Gower y Weber, 1998) es indivisa.

En varios diápsidos, existe una fenestra rotunda análoga a la de los mamíferos, que yace por detrás del ramus ventral del opistótico, en el extremo anterior de una fisura metotica subdividida. Tras este ramus ventral del opistótico, hay un espacio no osificado descrito por Wu (1991) como *unossified gap*, coincidente con la poca osificación general de *Sphenodon*, y en particular en la pared medial de la cápsula ótica.

En el caso de *K. avelasi*, al no hallarse bien preservada la *fenestra ovalis* no es posible decir si se halla separada del foramen metótico. Sin embargo, existe una extensión ventral de un hueso que no es el basiesfenoides y que podría ser el ramus ventral del opistótico. En *Sphenodon*, al no haber una división de la fisura mediante una osificación, la *crista interfenestralis*, ninguna abertura puede ser homologable con una fenestra rotunda o pseudorotunda (Welman, 1995). Por ello, tampoco hay una membrana timpánica secundaria presocompensadora del líquido del oído, que concuerde con el extremo distal del ducto perilinfático. Al carecer de fenestra rotunda, ningún espacio puede tampoco ser estrictamente llamado *recessus scalae tympani* (Gower y Weber, 1998).

Este espacio, *recessus scalae tympani*, pequeño y triangular, que se aloja en la cavidad del exoccipital en los escamados, queda limitado entre la *crista interfenestralis*

y la *crista tuberalis* (Säve-Söderbergh, 1947). A través de él se transmiten el nervio XII y porta en su pared medial al foramen perilinfático (Torres Carvajal, 2003). Este foramen comunica en todos los amniotas actuales al ducto perilinfático de la cápsula ótica con el foramen metótico, discurriendo en *Sphenodon* a través de una ruta posteromedial a diferencia de los arcosaurios (Gower y Weber, 1998). Algunos autores (e.g. Oelrich, 1956) lo han considerado también como la abertura a través de la cual un divertículo del saco perilinfático o parte extracapsular del ducto, se extiende medialmente dentro de la cavidad craneana.

Welman (1995) habla de un *recessus scalae tympani* (*sensu* Hasse, 1873) o un receso occipital (*sensu* Oelrich, 1956) en *Youngina* y *Sphenodon*. Sin embargo, esto es incompatible con una fisura metótica indivisa (Gower y Weber, 1998) como la de *Sphenodon*. El *recessus scalae tympani* se refiere al espacio extracapsular ubicado entre la cápsula ótica y el basicráneo, y que es llenado por el saco perilinfático. De acuerdo a Gower y Weber (1998) y contra Rieppel (1985) el término es aplicable también a aquellos taxones de fisura no subdividida (e.g., *Sphenodon*, *Hyperodapedon* y *Sphenosuchus*). El basioccipital no contribuye al piso de la apertura medial del *recessus scalae tympani*.

En su parte dorsal, donde el basioccipital se une al opistótico y en su articulación con el proótico (no preservado) la superficie dorsal del basioccipital muestra una depresión somera que marca el fondo del receso lagenar, el extremo ventral del cavum coclear (Wever, 1978).

**Basiesfenoides:** El basiesfenoides (*esfenoides* de Gaupp, 1906; de Beer, 1937; Kluge, 1962) forma la parte anterior del piso del basicráneo, aunque ocasionalmente cubierto por la placa paraesfenoidal. Articula posteriormente con el basioccipital y dorsalmente con el proótico. Sus bordes ventrolaterales están formados por *cristae ventrolaterales* en forma de “U” cerrada mientras que su borde anterodorsal queda delimitado por la crista sillar transversa (*crista sellaris*).

En vista ventral, el basiesfenoides se extiende posterolateralmente mediante procesos que se superponen al basioccipital y se extienden por la cara anterodorsal de los tubérculos esfenoccipitales. Entre los extremos proximales de estos procesos, el basiesfenoides y su cubierta paraesfenoidal comparten una fuerte concavidad que se acerca a la zona de ingreso de las carótidas internas.

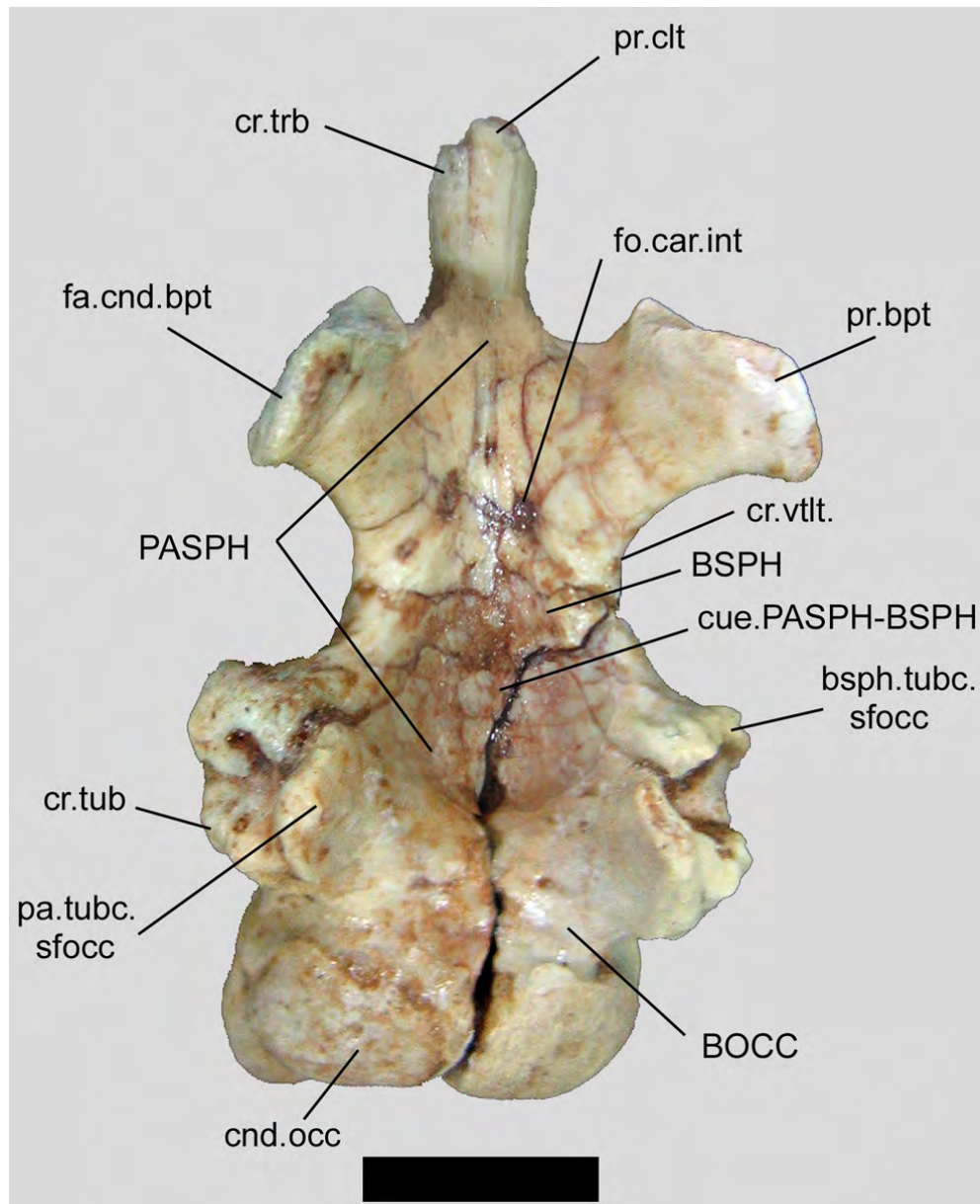


Figura 179. *K. avelasi*. MPCA 305. Basicráneo en vista ventral mostrando sus estructuras de referencia.

Una de las características del basiesfenoides es ser portador de la unión basitrabecular o palatobasal. El basiesfenoides participa de esta articulación mediante una cápsula sinovial que relaciona el basicráneo a la región pterigoidea mediante procesos pares llamados basitrabeculares o basipterigoideos (*procesos basitrabeculares* de Save-Soderbergh, 1947; McDowell y Bogert, 1954; Kluge, 1962). Entre los cartílagos trabeculares y paracordales osifican los cartílagos polares, formadores de los

procesos basitrabeculares que se forman sobre el plano subocular del cráneo, frente a los cartílagos paracordales (Torres Carvajal, 2003).

Como en otros esfenodóntidos (e.g., *Clevosaurus brasiliensis* Bonaparte y Sues, 2006), la unión basitrabecular está formada por un receso subcircular en el pterigoides y los extremos distales condilares de los largos procesos basipterigoideos del basiesfenoides.

Los procesos basipterigoideos del basiesfenoides se sitúan a ambos lados de la base del proceso cultriforme y se orientan anterolateralmente, aunque mucho más ventralmente que en *Clevosaurus* y otros lepidosaurios. No obstante, la variación de angulación ventral entre los especímenes es importante en *K. avelasi*.

Los procesos basipterigoideos culminan en extremos distales expandidos que en vida iban cubiertos por una cápsula articular cartilaginosa a través de la cual se contacta con los procesos cuadrados del pterigoides. Durante el esfuerzo de masticación, los pterigoides tienden a hacer presión sobre las uniones basipterigoideas que a la vez a lo largo del proceso cuadrado del pterigoides tienden a mover los cuadrados hacia afuera (Frazzetta, 1962). Este esfuerzo es compensado por la barra infratemporal completa en *Sphenodon*. Adicionalmente, como propuso Evans (1980), en *Sphenodon* hay fuertes ligamentos que unen el paladar al basicráneo por lo que la movilidad entre pterigoides y procesos basipterigoideos es muy limitada a pesar de que el grupo muscular de los constrictores internos dorsales se halla bien desarrollado.

De acuerdo al estadio ontogenético representado, la diáfisis del proceso basipterigoideo varía en largo y grosor relativo.

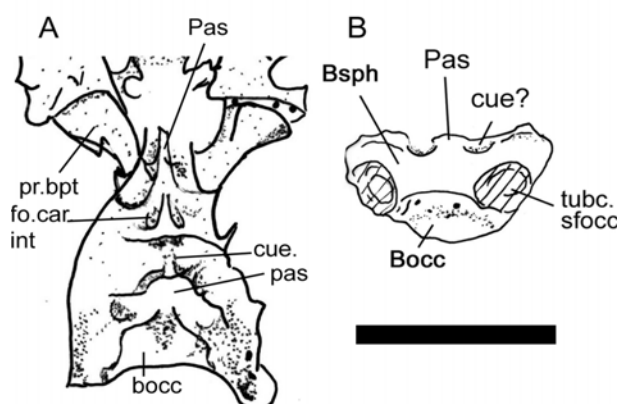


Figura 181. Basicráneos en vista ventral correspondientes a esfenodóntidos de la Formación Morrison. A corresponde a una especie del opistodonte basal *Opisthias* (NCN 2). B corresponde a *Eilenodon robustus*. La escala es de 5 mm.

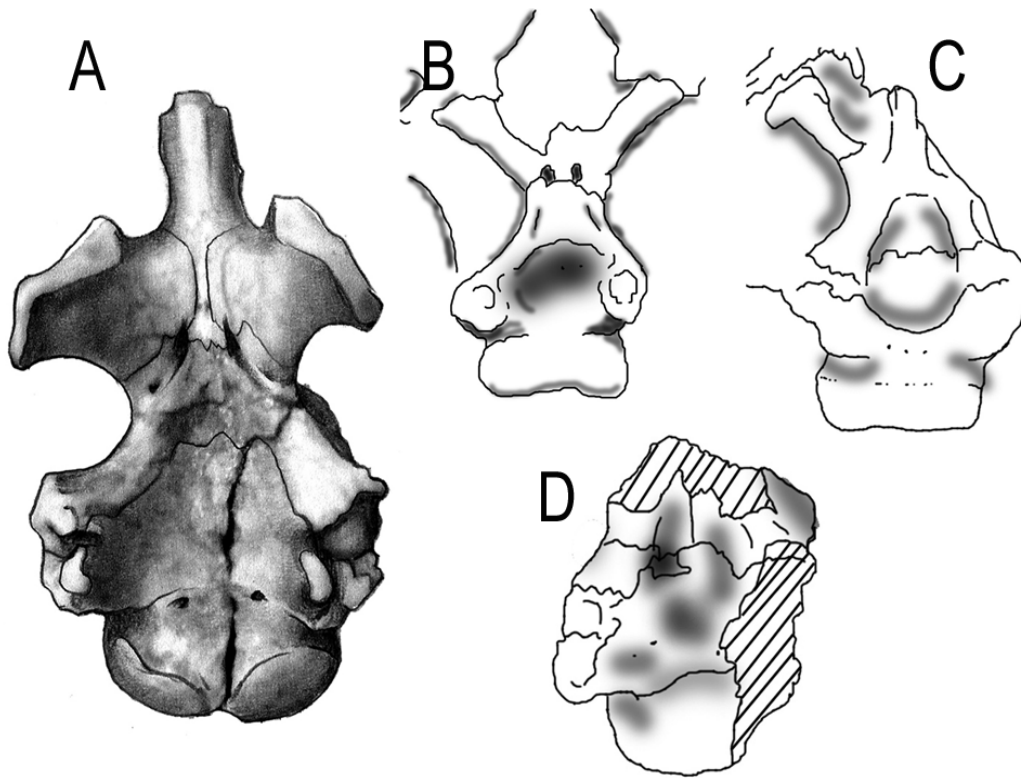


Figura 180. *K. avelasi*, dibujos de basicráneos en vista ventral mostrando los procesos basipterigoideos. A, MPCA 305; B, MPCA 308; C, MPCA 320; D, MPCA 321. Si bien no a escala, A representa un ejemplar adulto mientras B y C son jóvenes.

Entre ambos procesos basipterigoideos, los forámenes de las carótidas internas atraviesan el paraesfenoides para entrar en la silla turca (parte del basiesfenoides). El margen posterior de la silla turca o *dorsum sellae*, no se halla visible en el material preparado.

En escamados, el basiesfenoides está perforado lateralmente por la entrada del canal Vidiano (*carotideo* o *parabasalcanal* de Jollie, 1960), el cual sale por la porción ventrolateral de su cara anterior. Sin embargo, en *Sphenodon* no hay osificación que encierre al canal vidiano y la carótida cerebral sólo deja una muesca sobre la superficie del basicráneo (O. Rieppel, com.pers.) y penetra en el cráneo mediante un foramen en la base de los procesos basipterigoideos. La carótida interna y el nervio palatino pasan ventromedialmente a cada proceso basitrabecular, a lo largo de la cara lateroventral del basicráneo. Posteromedialmente a los mismos, en la cara ventral del para-basiesfenoides, a un nivel por detrás de los procesos basipterigoideos, cada carótida

interna abandona la carótida cerebral que perfora la silla turca y continua anteriormente como arteria palatina y suben, acompañada por el nervio vidiano (rama palatina del facial) por un canal angosto. La arteria palatina pasa más internamente dejando suaves muescas sobre el borde ventral del paraesfenoides.

Cada proceso basipterigoideo lleva dorsalmente un corto proceso alar dorsolateral (*proceso clinoideo* de Jollie, 1960). El extremo distal de este proceso junto con el extremo anterior del proceso anteroventral del proótico corresponde a la inserción de la pila antotica. Los procesos clinoideos del paraesfenoides contactan anterodorsalmente a los proóticos, sólo preservados en su base en *Kaikaiifilusaurus*. Ventral a cada proceso alar, la superficie anterior del basiesfenoides porta al canal abducens.

El basiesfenoides porta un proceso anteromedial que suprayace al extremo proximal del proceso cultriforme (paraesfenoides) y provee inserción para el extremo posterior bifurcado de la *trabecula communis* que corresponden a los extremos fusionados de las *trabeculae cranii*, que permiten la formación del craneo tropibasico o tropitabico (de Beer, 1937). El proceso cultriforme forma la base del *rostrum* esfenoidal, angosto y triangular, situado a nivel de la unión basitrabecular, que infrayace a la *trabecula communis* y se extiende anterodorsalmente hasta un punto a la altura del límite posterior de la arcada maxilar a lo largo de la mitad posterior del espacio piriforme.

Los forámenes de las carótidas perforan el paraesfenoides entrando en la silla turca (o fosa hipofiseal) (Säve-Söderbergh, 1946), la cavidad del basiesfenoides, que aloja a la hipófisis del cuerpo pituitario. El margen posterior, el dorso de la silla (*dorsum sellae*), se erige como una fina lámina al fondo de la región pituitaria, y es rodeada lateralmente por el paraesfenoides y sus continuaciones dorsales, los proóticos, no preservados en este espécimen.

Las estructuras del dorso de la silla no han podido prepararse para este trabajo, por lo que no pueden describirse las aperturas anteriores de los canales para las carótidas internas.

El *recessus vena jugularis* (RVJ) de Oelrich (1956) representa un surco prominente entre la apertura posterior del canal vidiano posterodorsalmente (en escamados) y define el camino de la carótida interna, la vena cefálica lateral y la rama vidiana del nervio facial (Oelrich 1956). Este surco se extiende sólo una corta distancia en el esfenoides y la mayoría discurre por el prootico bajo la *crista prootica*. Se ha

marcado aquí al costado del basicráneo aunque su funcionalidad en esfenodontes es diferente dado que el canal vidiano no queda encerrado.

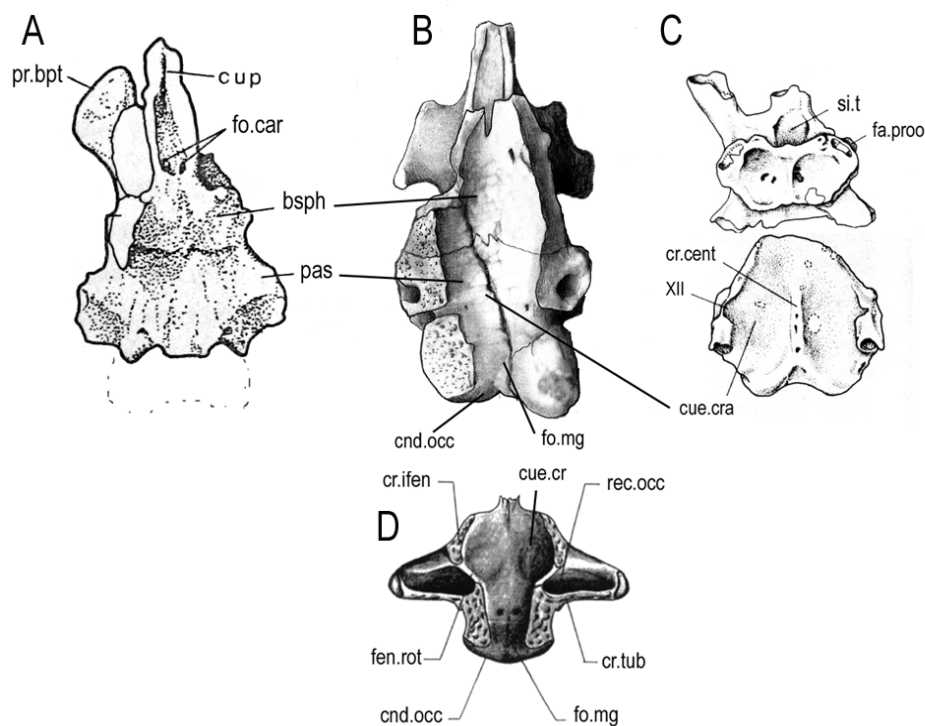


Figura 182. Dibujos de basicráneos en vista dorsal de *Clevosaurus hudsoni* (A), *Kaikaifilusaurus avelasi* (B), *Diphydontosaurus avonis* (C) y el escamado *Ctenosaura pectinata* (D). No a escala. A, modificado de Fraser (1988); C, de Whiteside (1986) y D de Oelrich (1956).

**Paraesfenoides:** El paraesfenoides presenta en vista ventral dos regiones visibles. En la anterior, se muestra como un fino puente óseo que se desarrolla entre las salidas de las carótidas internas formando parte de sus paredes mediales.

El paraesfenoides se angosta al desarrollarse anteriormente, entre los procesos basipterigoideos; tras pasarlos, se amplía formando el proceso cultriforme (*rostromparaesfenoides* de Jollie, 1960), de base robusta, cuya prolongación, no preservada, y con la adición del preesfenoides, forman el rostro esfenoidal que bisecta la fenestra interpterigoidea.

El *rostrum* esfenoidal, cuya base se halla bien preservada en *K. avelasi* presenta una parte bífida del basiesfenoides que articula con la región paraesfenoidal anterior de un modo que recuerda mucho al rostro esfenoidal bífido notado por Bever *et al.* (2005)

como rostro esfenoidal bífido en *Shinisaurus crocodilurus* (espécimen MVZ 204291 carente de paraesfenoides). Como los autores apreciaron, cada rama de la bifurcación situada medialmente con respecto a las trabéculas, forman las paredes mediales basiesfenoidales de los canales vidianos, mientras que las paredes restantes son formadas por los paraesfenoides (Bellairs and Kamal 1981).

La silla turca se angosta anteriormente donde el esfenoides comienza a formar el rostro. La contribución del basiesfenoides al rostro (trabéculas osificadas del cráneo tropibásico) es discernible del paraesfenoides infrayacente, que lo sobrepasa anteriormente.

A cada lado del dorso de la silla penetran los canales que alojan al nervio *abducens* (VI), visibles en *K. avelasi*. Las aperturas anteriores de estos canales emergen lateralmente, en bolsillos laterales bajo el proceso clinoideo, que quedan separados de la fosa pituitaria por la *crista trabecularis*, una extensión posterior de las *trabecula cranii*.

El nervio *abducens* se relaciona allí con el origen de los músculos retractores ubicados dorsalmente a la vena pituitaria, entre los que se encuentra el *m. retractor bulbi s.str.*, el más ventral, que se origina en el dorsum sellae, mientras que el *m. bursalis* se dirige anterodorsalmente sobre las *crista sellaris* (Torres Carvajal, 2003).

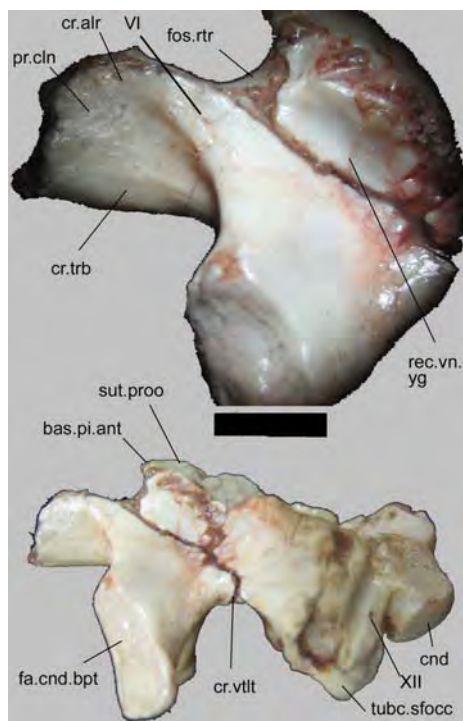


Figura 183. *K. avelasi*. MPCA 305. Piso del basicráneo en vista lateral con un detalle de la parte anterior.



El sector posterior del paraesfenoides emerge posteriormente con respecto a los procesos basipterigoideos y cubre, en vista ventral, gran parte del basiesfenoides, en especial en su cuenca central y la parte anterior del basioccipital, aunque sin llegar a los forámenes de la base del cóndilo, emplazados en el basioccipital. Esta situación es semejante a la presente en *Captorhinus*, *Procolophon*, *Youngina*, *Prolacerta*, *Sphenodon* y los escamados (Maisch y Matzke, 2006).

Tras los forámenes carotídeos el paraesfenoides se extiende posterolateralmente formando un amplio triángulo con dos alas posteriores que forman la parte medial de los tubérculos basales o esfenoccipitales. Dorsalmente, contactan a los opistóticos, tras la fenestra *ovalis*, no preservada aquí. Por detrás de la *fenestra ovalis*, los paraesfenoides se extienden dorsalmente hasta los opistóticos, a quienes no contactan.

En escamados, la infrayacencia del paraesfenoides con respecto al basicraneo, hace que sus alas laterales encierren a la carótida interna con el nervio palatino formando el canal vidiano. Este cierre completo del canal, una sinapomorfía de escamados, es incompleto en captorrinomorfos (Heaton, 1979), saurios basales y en *Sphenodon*. En *Sphenodon*, la carótida cerebral entra en el basicráneo por un foramen cercano a la base del proceso basipterigoideo (O. Rieppel, com.pers.).

**Supraoccipital:** El supraoccipital es un hueso hexagonal que forma el techo del basicráneo, como osificación del *tectum synoticum* y el margen dorsal del foramen magnum o *foramen occipital* de Wellborn (1933). Yace posteroventral al parietal y se extiende anteriormente contactando al exoccipital posteroventralmente y al proótico anteroventralmente. Su proyección anterior se da mediante los *processus ascendens tecti synotici* (medialmente) y las *taeniae marginalis* (lateralmente), que forman en *Sphenodon* gran parte de las paredes de la región ótica (Säve-Söderberg, 1947).

La base osificada del proceso ascendente del *tectum synoticum* es la que contacta al parietal (McDowell and Bogert, 1954). Posteriormente, la superficie dorsal del supraoccipital lleva una suave depresión a cada lado. En su margen ventrolateral, el supraoccipital articula con el margen dorsolateral del proceso alar del proótico (no preservado) y el margen posterodorsal del otoccipital.

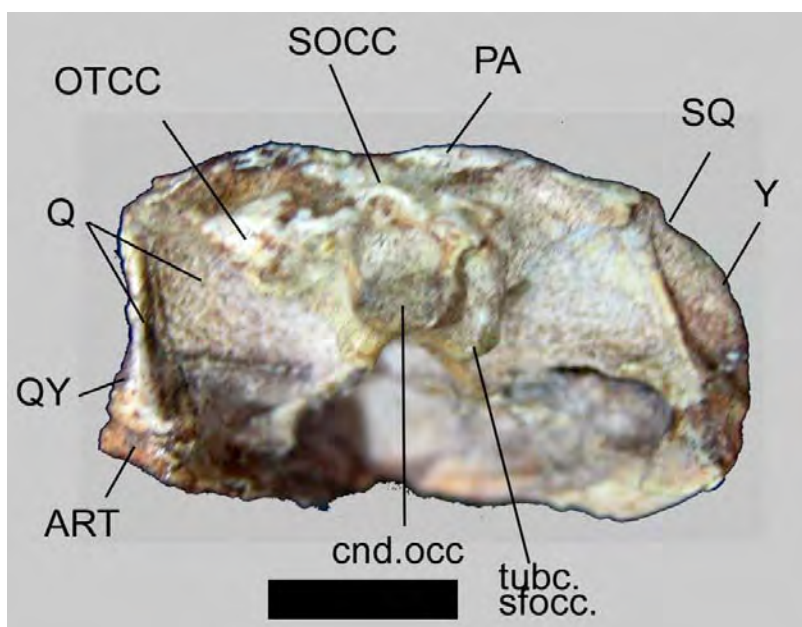


Figura 184. *K. avelasi*. MPCA 313. Ejemplar juvenil en vista occipital mostrando estructuras. Escala: 10 mm.

A lo largo de la línea media, sobre su superficie posterior, el supraoccipital muestra una marcada cresta vertical que culmina en una saliencia al encajar entre los parietales y formando así parte de la esquina distal de la cresta sagital.

El supraoccipital forma el techo de la cámara ótica, alojando los canales para los ductos semicirculares anterior y posterior así como el *cruce común* (*crus communis*) donde ambos canales se unen en la cápsula ótica. Este receso cóncavo, que forma la mitad anterior de la bulla auditiva (*ampulla canalis semicircularis frontalis* de Wellborn, 1933; *canal semicircular interno* de Cope, 1892), se sitúa sobre la superficie interna posterior del supraoccipital cuya mitad posterior forma el otoccipital. La bulla auditiva es perforada sobre la cara posteroventral del supraoccipital por el foramen endolinfático (Torres Carvajal, 2003; Bell *et al.*, 2003).

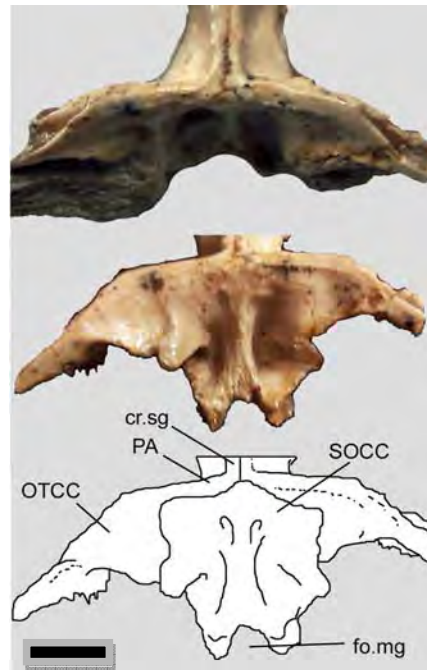


Figura 185. *K. avelasi*. MPCA 305. Ejemplar adulto mostrando la región occipital en vista dorsal (arriba) y posterior (centro y abajo). Escala: 10 mm.

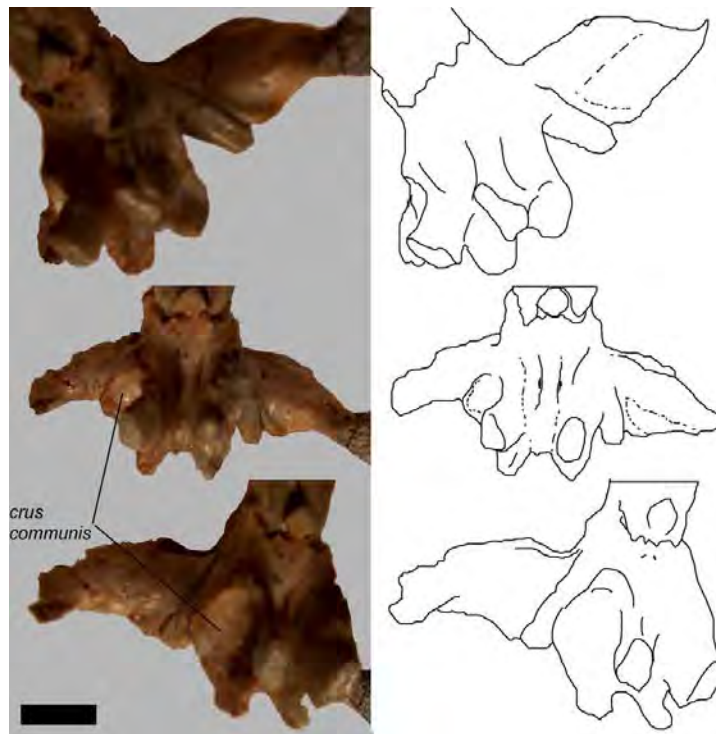


Figura 186. *K. avelasi*. MPCA 305. Supratemporal en vistas anteriores y anteromediales. Escala: 10 mm.

**Complejo Otoccipital (Exoccipital + Opistótico):** Tal como ocurre en escamados y *Sphenodon* (Gaupp, 1906; de Beer, 1937; Oelrich, 1956), *K. avelasi* muestra un complejo otoccipital (*paroccipital* de Williston, 1925; *pleurooccipital* de Gaupp, 1906; Wellborn, 1933) que representa la fusión del opistótico y el exoccipital (Estes *et al.* 1988). En formas basales como *Captorhinus*, *Youngina* y *Prolacerta*, el exoccipital se mantiene diferenciado del opistótico por una clara sutura (Maisch y Matzke, 2006).

El complejo otoccipital limita anteriormente con el proótico (no preservado), dorsomedialmente con el supraoccipital y ventromedialmente con el basioccipital. Posterolateralmente contacta también con el cuadrado y parietal. No es posible decir si existe un contacto con el escamoso. El complejo otoccipital, mediante su parte exoccipital, contribuye a formar los márgenes laterales del foramen magnum y también las partes laterales del cóndilo occipital.

La superficie interna de cada otoccipital posee un receso cóncavo que forma la mitad posterior de la bulla auditiva (*ampulla canalis semicircularis frontalis* de Wellborn, 1933; *canal semicircular interno* de Cope, 1892); en combinación con el supraoccipital (Torres Carvajal, 2003).

Las extensiones laterales de los otoccipitales, los procesos paroccipitales (*procesos paróticos* de Versluys, 1898; Wellborn, 1933; Säve-Söderbergh, 1947), contribuyen sustancialmente a la parte posterior del basicráneo. La participación en el margen de la fenestra ovalis, compartida con el proótico, no ha podido ser evaluada, mientras que la articulación más dorsal entre ambos es perforada por el canal semicircular horizontal y la ventral forma el margen del receso lagenar (Torres Carvajal, 2003).

La cresta tuberal (Säve-Söderbergh 1947) desciende verticalmente desde el proceso paroccipital sobre el margen de los tubérculos basioccipitales. Tras la cresta y también en parte sobre ella se encuentra la perforación del nervio X (vago), tal vez en combinación con el XI. Ventral a ésta y con ramas adicionales posteriores se aprecian las pequeñas perforaciones correspondientes al nervio XII (hipogloso).

Aunque en *Prolacerta* los exoccipitales se fusionan entre sí por encima del foramen magnum excluyendo al supraoccipital de dicho borde, esto no ocurre en *Sphenodon* o en *K. avelasi*, donde el supraoccipital forma gran parte del borde y la sutura con los exoccipitales se ven con claridad.

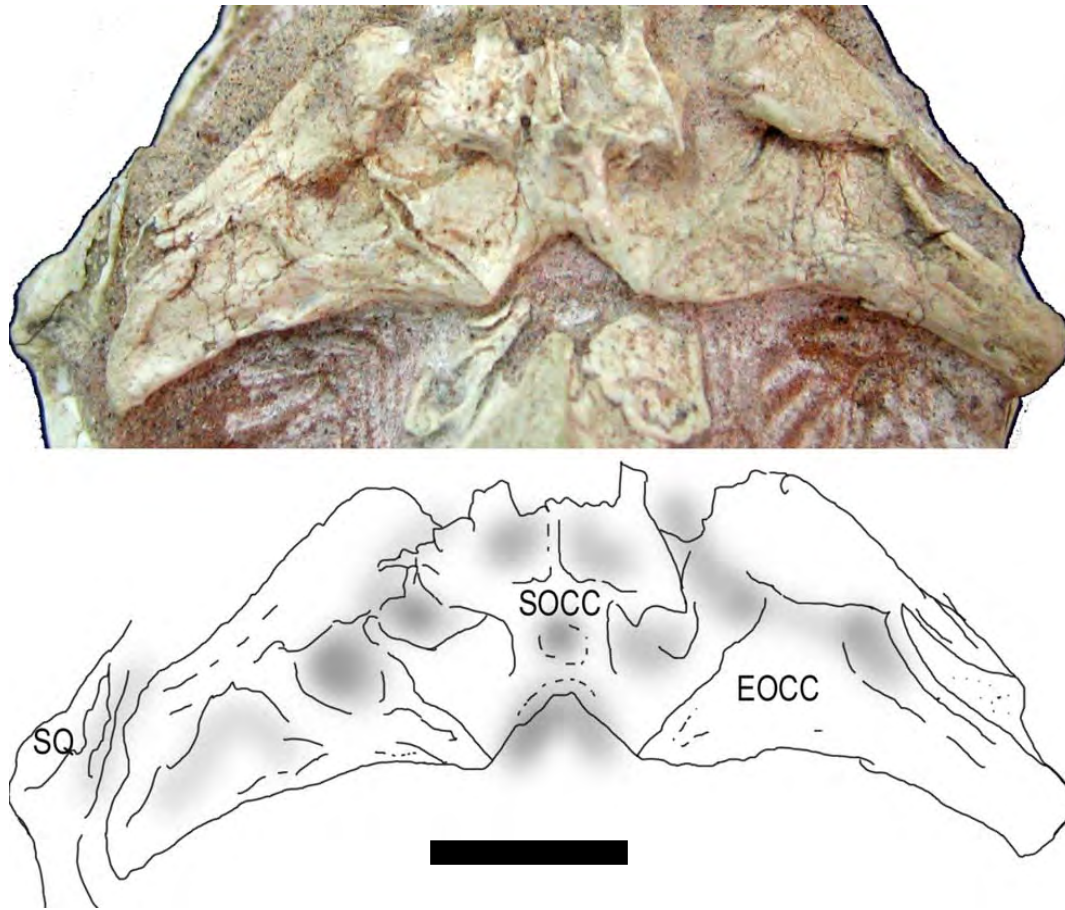


Figura 187. *Kaikaifilusaurus avelasi* (MPCA 318), ejemplar mostrando la región occipital dorsal. Escala: 10 mm.

**Orbitoesfenoides:** Los orbitoesfenoides o *lateroesfenoides* de Romer, 1956; Zalusky *et al.*, 1980; *postópticos* de Cope, 1892, osificación de la parte dorsal de la pila metoptica, no se han preservado.

**Lateroesfenoides Y Proótico:** No preservados

**Anillo Esclerótico:** No se conoce

### 9.3.2. MANDÍBULA

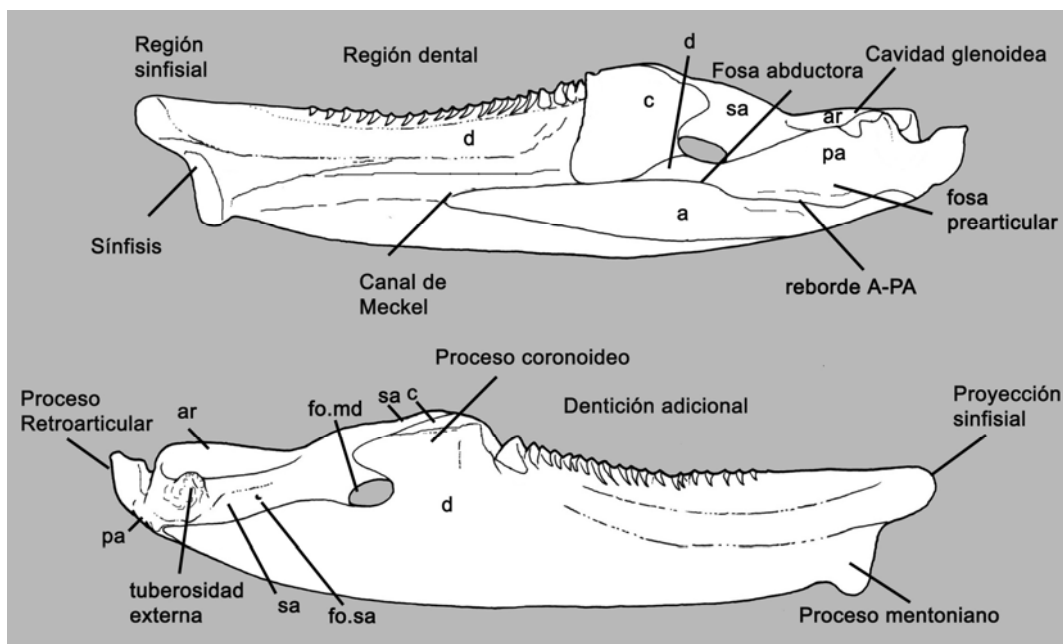


Figura 188. Esquema de la mandíbula de *K. avelasi* mostrando los huesos y estructuras que la componen.

Como la mandíbula de *Sphenodon* (Baur, 1891), la mandíbula de *K. avelasi* está formada por los huesos dentario, angular, surangular, prearticular y articular. La mandíbula es relativamente profunda, en especial el dentario, como en todos los eilenodontinos, pero esta situación queda algo exagerada por la dentición, escuamiforme e imbricada, cuyas mayores piezas no alcanzan a representar el 20% de la altura de la mandíbula bajo ellos (diente incluido).

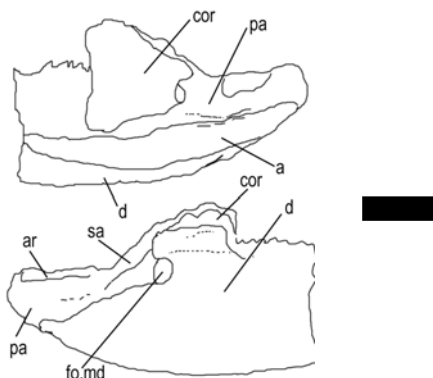


Figura 189. *Eilenodon robustus*, parte posterior de la mandíbula del holotipo mostrando sus huesos constituyentes. Escala: 10 mm.



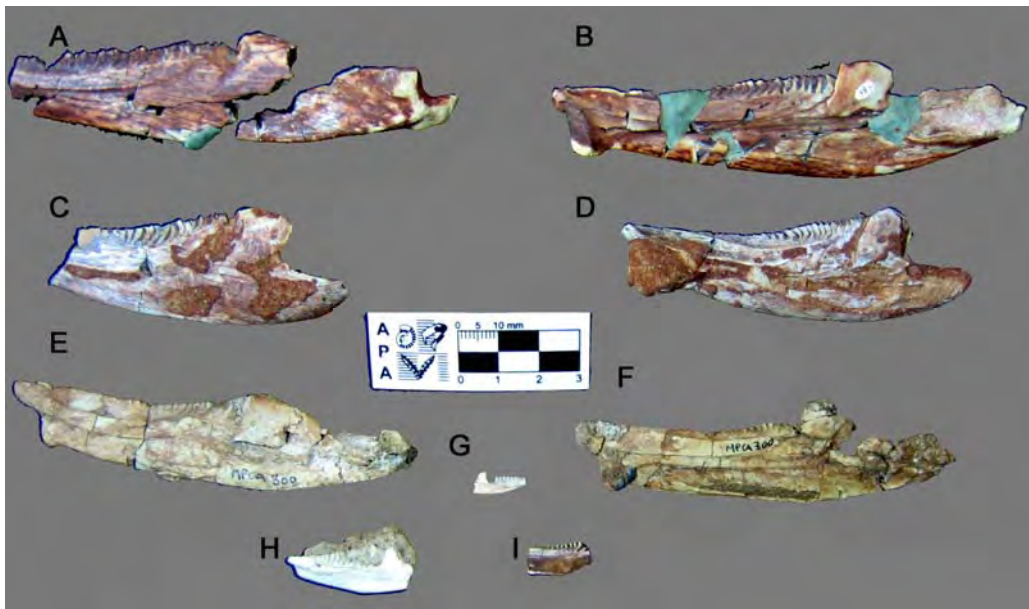


Figura 190. Comparación entre distintas mandíbulas de *K. avelasi*. A, C, E, H son hemi mandíbulas izquierdas en vista lateral. B, D, F, I son hemimandíbulas derechas en vista medial. G es un dentario derecho de juvenil en vista lateral.

Los elementos mandibulares no se hallan fusionados y no es raro hallarlos aislados, como en el caso de PSPH2, un ejemplar adulto joven, del tamaño de MPCA 300. El esplenial, como en muchos esfenodóntidos, no osifica, dejando un amplio surco meckeliano que se amplía posteriormente.

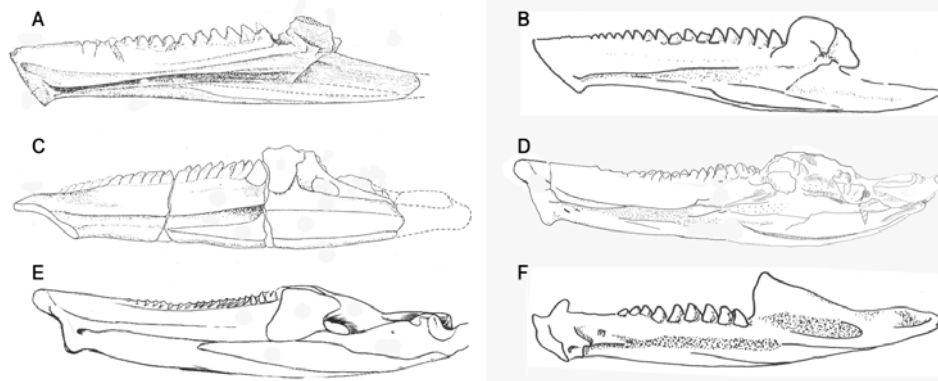


Figura 191. Mandíbula de *K. avelasi* (E) en vista medial comparada con la de otros esfenodóntidos relevantes. A, *Opisthias rarus*; B, *Opisthias* sp. de Inglaterra; C, *Toxolophosaurus claudi*; D, *Eilenodon robustus* (reconstruido); F, cf. *Theretairus antiquus*. No a escala.

**Dentario:** El dentario es el mayor hueso de la mandíbula. En los esfenodontes basales *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus*, los dentarios son largos y muy gráciles, culminando en una sínfisis pequeña, de forma ovoide, dividida por un profundo surco. En esfenodontes más derivados, la mandíbula es más profunda y corta, con un proceso coronoideo más prominente, en concordancia con un desarrollo de sus supuestas habilidades propalinales.

El dentario de las formas basales, grácil y bajo, de aspecto frágil, sugiere claramente una alimentación insectívora para sus portadores (Whiteside, 1986), incluso con altos riesgos de fractura mandibular (7% en *Gephyrosaurus*, Evans, 1980). A partir de los clevosaurios, aunque ya desde el Triásico, se nota un incremento en la solidez y profundidad de los dentarios que se manifiesta también en una disminución en el riesgo de fractura (1% en *Clevosaurus hudsoni*, Fraser, 1988). Aun en esfenodóntidos claramente insectívoros y de mandíbulas relativamente gráciles, éstas son más anchas y más bien cilíndricas que planas.

En *Cynosphenodon* y el material de Kirtlington (Evans, 1992), el canal de Meckel se extiende hacia adelante corriendo casi sobre el borde ventral de la mandíbula, y dando a la mandíbula una figura en ‘8’ en corte transversal, como se observa a continuación:



Figura 192. Corte de un dentario de *K. avelasi* mostrando la estructura robusta de la mandíbula y la profusa vascularización de su parte ventral (izquierda) y de cf. *Opisthias rarus* (LACM 115735) a la derecha. Escala: 5 mm.



El dentario de *K. avelasi* se incrementa en profundidad hacia atrás, con su punto más profundo bajo el proceso coronoideo, tras el cual el margen dorsal del dentario desciende. Como se ha dicho más arriba, es profundo como en otros eilenodontinos. Sin embargo, no es tan profundo como se ha interpretado a partir de los fragmentos de *Eilenodon*, sino que es más aproximado al de otros esfenodóntidos, quedando desproporcionado por la pequeñez de sus dientes. La relación altura máxima pre-coronoidea / longitud total es de 0,216 en MPCA 300 y 0,23 en HM1. El mayor dentario medido (TEFA) alcanza los 110 mm entre la sínfisis y el extremo del proceso posterior. El dentario del holotipo es de 97 mm.

Como en *Toxolophosaurus*, el dentario queda expuesto en vista medial formando gran parte de la mandíbula y asomando posteriormente bajo el angular.

Lateralmente, en la región postcoronoidea de la mandíbula, queda visible parte del dentario y no el angular. El dentario sigue tras el forámen mandibular como una punta, el proceso posterior, que subyace al surangular y que llega hasta el final mismo de la región articular.

El borde dorsal del dentario, portador de la dentición, en vista oclusal se adelanta desde el proceso coronoideo curvándose lateralmente en dos tramos, primero a mitad de la mandíbula y luego nuevamente al llegar a la región edéntula y termina ubicándose a unos 30° de la vertical al llegar a la región sinfisiaria. Difiriendo, la línea ventral del dentario se mantiene recta hasta la mitad del hueso y luego se curva medialmente hasta alcanzar el proceso mentoniano.

La sínfisis de *K. avelasi* se torna característica en ser angosta, casi vertical y separada del margen alveolar por una muesca, el receso sinfisial, desarrollado por debajo del espolón sinfisial, extensión de la plataforma de dentina secundaria.

El fondo de dicho receso se halla al mismo nivel de la lámina postsinfisial. Por debajo del mismo se desarrolla la superficie sinfisial. De estructura variable en los distintos linajes de esfenodóntidos, esta plataforma conecta ambas hemimandíbulas mediante una articulación laxa, por lo que las hemimandíbulas se han convertido en las piezas más numerosas halladas como elementos aislados. La superficie sinfisial se desarrolla en sentido dorsoventral en forma vertical u oblicua, y su forma es característica de distintos grupos.

En muchos esfenodóntidos, en especial en las formas basales como *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus*, la superficie sinfisial se halla escindida por una

muesca horizontal que la separa en una parte dorsal y una parte ventral. En cambio, la sínfisis es única en esfenodóntidos mas derivados como *Clevosaurus hudsoni* (Fraser, 1986) y *Opisthias rarus* (Throckmorton *et al.*, 1981). Sin embargo, algunas formas como *K. calvoi* presentan una suave muesca.

La lámina postsinfisial se desarrolla limitando dorsalmente al surco de Meckel y acompañando ventralmente al margen de dentina secundaria. La lámina se ensancha anteriormente rodeando la superficie sinfisial.

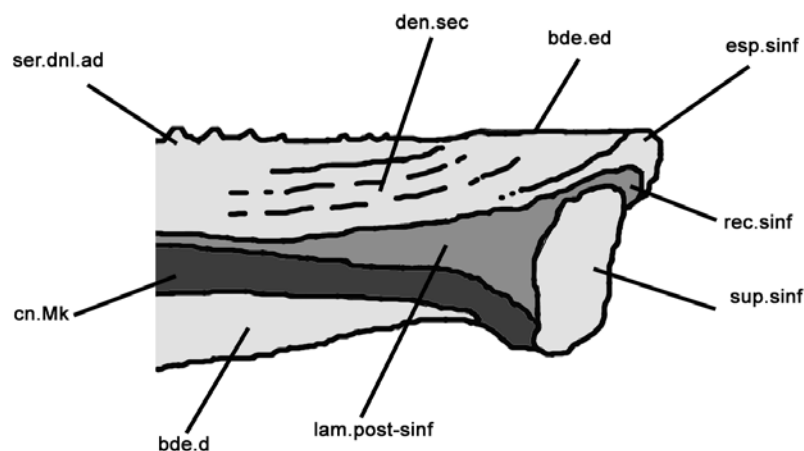


Figura 193. Esquema de la sínfisis de *K. avelasi* mostrando sus estructuras. Las sombras más oscuras indican mayor profundidad.

Evans *et al.* (2001) destacan la presencia de una amplia plataforma subdental en la cara medial del dentario de *Rebbanasaurus*, que a la vez resulta bien visible en *Tingitana*. Esta estructura resulta de la acreción de material óseo (dentina secuandaria) que se deposita a lo largo de la vida del animal, dejando un bandeado característico. Sin embargo, es de destacarse que en materiales bien preservados y enteros, como es el caso de *K. avelasi* existe, ademas de la plataforma subdental, la lámina postsinfisial, que se dirige hacia atrás limitando el borde superior del surco Meckeliano y uniéndose al borde creciente de la plataforma subdental hacia la mitad de la mandíbula. Esta estructura no se observa en *K. calvoi*, pero esto puede deberse a las pobres condiciones de preservación de la última.

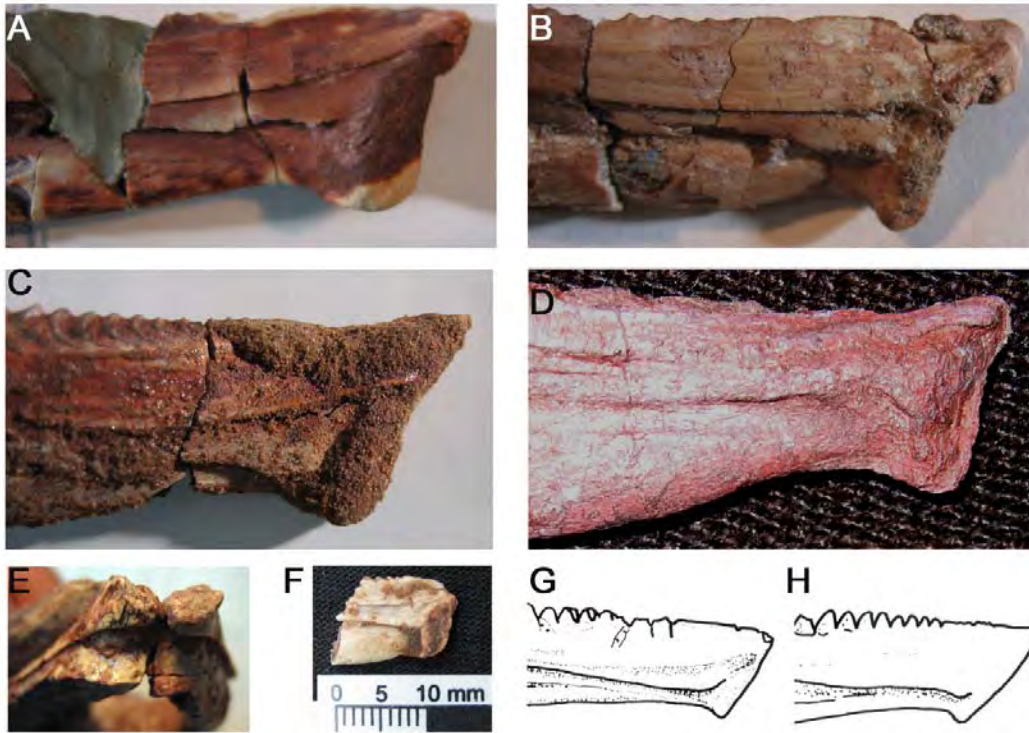


Figura 194. Región sinfisial de la mandíbula de *K. avelasi* HM1 (A), MPCA 300 (B), TEFA (C) y *K. calvoi* (D) en vista medial, no a escala. E corresponde a la región sinfisial de uno de los mayores ejemplares de *K. avelasi* en vista anterior, mientras que F muestra un ejemplar juvenil. G y H son esquemas de la misma región en *Opisthias rarus* USNM 2860 (holotipo) y cf. *Opisthias* (Evans y Fraser, 1992) .

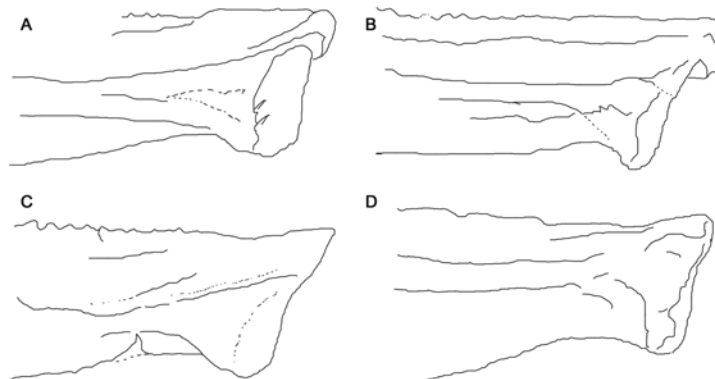


Figura 195. Esquemas mostrando las diferencias entre las sínfisis mandibulares de *K. avelasi* HM1 (A), MPCA 300 (B), TEFA (C) y *K. calvoi* (D). Todas en vista medial, no a escala.

Un importante receso sinfisial se da también en *Rebbanasaurus* y *Godavarisaurus*, que poseen una morfología sinfisial típica, aunque algo más amplia en *Rebbanasaurus*. En *Planocephalosaurus* la sínfisis es intermedia, algo más amplia y carente de la muesca dorsal, pero ya con una orientación más vertical y sin el surco central (Robinson, 1976). *Cynosphenodon* (Reynoso, 1996) retiene el citado surco.

Los esfenodontidos de Morrison LACM 1335531 y LACM 135616, del grupo de los esfenodontinos, presentan un marcado receso sinfisial y, al menos en el segundo, la plataforma de desntina secundaria se diferencia con claridad del caniniforme para formar el espolón sinfisial. La plataforma sinfisial, mas abajo, es de forma alargada dorsoventralmente en el primero y mas bien redondeada en el segundo, sin presentar seccionamientos en ningún caso. En ambos, como en *K. avelasi*, se erige una lámina postsinfisial que parte de la mitad inferior del borde posterior de la superficie sinfisial. En *Sphenodon punctatus* el caso es muy semejante a los recién descritos, mientras que en *Cynosphenodon huizachalensis* IGM 6657 existe un profundo surco que separa a la superficie sinfisial de la lámina postsinfisial. En *Sphenovipera jimmysjoyi* IGM 6076 la lámina postinfiseal llega a la sínfisis marcando el inicio de un surco que escinde a la superficie sinfisial en una región dorsal estrecha y una ventral amplia, ambas oblicuas.

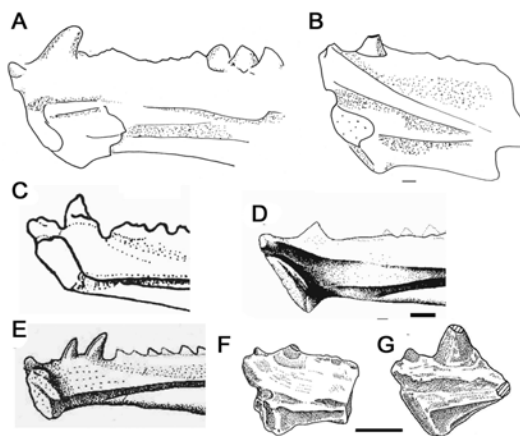


Figura 196. Sínfisis de varios esfenodontidos, principalmente esfenodontinos, como LACM 1335531 (A); LACM 135616 (B); *Sphenodon punctatus* (C); *Cynosphenodon huizachalensis* IGM 6657 (D); *Sphenovipera jimmysjoyi* IGM 6076 (E); *Rebbanasaurus jaini* VPL/JU/KR2 (F) y el esfenodontido de Kirtlington BMNH R 12151 (G). C modificado de Throckmorton *et al.*, 1981, Figura 1B; D modificado de Reynoso, 2003, Figura 1B; E, modificado de Reynoso, 2005, Figura 2A; F modificado e invertido de Evans *et al.*, 2001, Figura 5D; G modificado de Evans, 1992, Figura 1a. Escala: 10 mm.

En *Rebbanasaurus jaini* VPL/JU/KR2, el receso sinfisial esá ubicado más ventralmente, a la mitad de la extensión dorsoventral de la mandíbula, por lo que la sínfisis queda muy reducida a la parte ventral. La lámina postsinfisial es angosta (probablemente esté rota). Finalmente, en el esfenodóntido de Kirtlington BMNH R 12151, las estructuras son muy semejantes a las del recién mencionado, pero el caniniforme se halla mucho más desarrollado.

En otro esfenodóntido como *Toxolophosaurus*, la región sinfisial es completamente edéntula, muy amplia, cóncava anteriormente y tubular y profunda en su borde oclusal. Exhibe una plataforma sinfisial prominente que se extiende aún más allá del borde oclusal. El borde dorsal, lateral a la hilera dentaria, se expande hacia fuera y es más notorio en vista anterior. El tercio dorsal se dirige recto hacia delante.

La cara lateral del hueso de *K. avelasi* presenta numerosas lineaciones y estrías oblicuas que, partiendo del margen ventral, se dirigen anterodorsalmente hasta interceptar el borde inferior de la plataforma de dentina secundaria. La misma se desarrolla ampliamente desde la base del espolón sinfisial, angostándose levemente (junto con la altura mandibular) en la región post-sinfisial y ensanchándose nuevamente tras la región edéntula. Durante toda su extensión se halla limitada ventralmente por un surco que se inicia en el receso sinfisial y culmina cuando, entre los seis (MPCA 300) y diez (HM1) últimos dientes, la plataforma de dentina secundaria se curva dorsalmente y se diluye en la superficie mandibular.

La cara medial del dentario es compleja. Dividida horizontalmente por el surco Meckeliano, se compone de varios niveles. El superior, que porta los dientes, siempre muestra un grado sustancial de abrasión por el contacto maxilar, e incluye el borde anterior edéntulo. Justo por debajo, la plataforma de dentina secundaria se desarrolla como continuación ventral del anteúltimo diente, una línea compleja, de al menos dos niveles casi indivisibles, que se dirige hacia delante, se curva dorsalmente y culmina tendiendo a la horizontal como margen dorsal del espolón sinfisial.

Por debajo de ella se desarrolla otra plataforma, que limita dorsalmente el surco de Meckel y que, posteriormente constituye la base sobre la que se apoya el hueso coronoides, y anteriormente, acompaña al margen de dentina secundaria hasta que éste se curva dorsalmente y se separan, pues la nueva plataforma se curva ventralmente para dirigirse hacia la parte ventral de la superficie sinfisial formando la lámina postsinfisial. Su misma superficie engloba la superficie sinfisial dorsalmente formando el receso sinfisial.

En sentido posterior, el borde dorsal desarrolla el proceso o eminencia coronoidea, que es baja, tal como es característico en otros eilenodontinos, algunas especies de *Opisthias* y un esfenodontido del Jurásico de Chubut (Apesteguía y Rougier, en prep.). Está conformada por el dentario, el coronoides (medialmente) y el surangular (lateralmente). En la mayoría de los esfenodontes (aunque no en la forma basal *Gephyrosaurus*) la eminencia coronoidea es alta. En *K. avelasi* se desarrolla como una plataforma vertical de forma mas bien cuadrangular. En su cara lateral porta unas marcas en su parte anteroventral, justo tras el último diente, probablemente ligadas a la inserción de musculatura, y siendo atravesada por una línea diagonal que marca un cambio de ángulo en su superficie. Si bien la región ventral es plana y en el sentido general del hueso, a partir de la lineación diagonal el proceso vira medialmente inclinándose sin llegar a ser horizontal. En realidad, la lineación diagonal es una distante prolongación del borde ventral del reborde de dentina secundaria a través de un gap que abarca los últimos cinco dientes. Su cara medial no es apreciable ya que todos los ejemplares poseen el hueso coronoides firmemente adherido a esa región. El dentario desarrolla su máxima expansión ventral justo por debajo del proceso coronoideo, angostándose hacia atrás y hacia delante.

Tras el proceso coronoideo, el dentario desciende rápidamente en forma oblicua, siendo su borde interrumpido por la parte dentaria del forámen mandibular y prosigue posteroventralmente angostándose en ambos márgenes hasta llegar a sustentar ventrolateralmente a la región articular.

El proceso coronoideo no es tan prominente como en *Toxolophosaurus*. Se ubica posterolateralmente, en lugar de ubicarse tras la hilera dentaria. El proceso se yergue lateralmente al último diente y se dirige posterodorsalmente.

En *Kaikaifilusaurus avelasi*, el forámen mandibular, por el cual emerge la arteria mandibular (O'Donoghue, 1920) está ubicado entre el proceso coronoideo y la región glenoidea. En vista lateral, el dentario lo rodea anteroventralmente mientras que el surangular lo hace posterodorsalmente. En vista medial, queda limitado por el coronoides anteriormente, el surangular dorsal y posterodorsalmente y el prearticular posterior y ventralmente.

**Denticion Mandibular:** Si bien originariamente pleurodotes o subpleurodotes, tanto los esfenodontes derivados como los iguanios derivados han desarrollado una acrodoncia secundaria.

Durante estadíos tempranos de la ontogénesis, se forma una hilera dental dorsal al surco alveolar. Mas tarde, la base de los dientes se expande ventralmente invadiendo el surco alveolar y anquilosándose a sus márgenes tanto del lado labial como lingual. A la vez, cada diente se fusiona a sus vecinos (Zaher y Rieppel, 1999). El plano de anquilosamiento puede ser horizontal o inclinado. Estos dientes no son reemplazados en animales maduros, por lo que no existen forámenes alveolares u orificios de resorción en la base lingual de los dientes. Esta ausencia de forámenes, así como de reemplazo directo, es propuesta por Zaher y Rieppel (1999) como valiosos caracteres para diagnosticar la acrodoncia, de hecho más sólidos que la simple posición de los dientes, que puede resultar engañosa al detalle.

En los esfenodóntidos, la acrodoncia es reforzada por un sobrecrecimiento de dentina que engloba las bases de los dientes y se extiende por todo el margen cortante del dentario. La existencia de numerosas series dentales en los esfenodóntidos se verifica a partir de los estudios realizados por Howes y Swinnerton (1901), Harrison (1901, 1902) y Robinson (1976) para *Sphenodon*, y por Hoffstetter (1953) para algunos fósiles.

Así, queda establecida la presencia de diversas generaciones dentales en las que varía no sólo el momento de eclosión sino también el comportamiento, velocidad de crecimiento, morfología, lugar de origen y tamaño.

Sin embargo, como fuera ya mencionado por Apesteguía y Novas (2003) al diagnosticar Opisthodontia, *K. avelasi* carece de regionalización dentaria y por lo tanto, también de diente caniniforme. Los dientes son lateromedialmente amplios y, mientras que los dientes maxilares poseen rebordes anterolaterales, en los mandibulares son anteromediales y ambos rebordes, linguales y labiales, ocultan las bases de los dientes precedentes. Los dientes son numerosos y uniformes, con un tamaño que se incrementa en forma gradual en sentido posterior en la serie adicional. Estos dientes apuntan anteriormente, y se hallan densamente empaquetados, formando una hoja de corte continua, semejante a una sierra circular. Este patrón dental se observa tanto en adultos como en los más juveniles, sin que se registre en ningún caso evidencias de dentición eclosional.

Como en eilenodontinos y *Opisthias*, los dientes son anchos transversalmente, llevando cada uno un par de rebordes labiales y linguales que imbrican al diente precedente.



Figura 197. *K. avelasi* (s/N°). Dentición mandibular de ejemplar joven mostrando la dentición escuamiforme. Modestos sobrecrecimientos de dentina comienzan a cubrir las bases de los dientes (vista lateral).

A la vez, de modo heterogéneo, importantes sobrecrecimientos de dentina engloban la base del diente.



Figura 198. *K. avelasi* (MPCA 416), ejemplar adulto con importantes sobrecrecimientos de dentina cubriendo las bases de los dientes mandibulares (vista lateral).

Bajo el MEB, los dientes presentan una ornamentación del esmalte que se aprecia mejor al girarlo con luz óptica que con barrido de electrones, como se observa en la imagen siguiente:



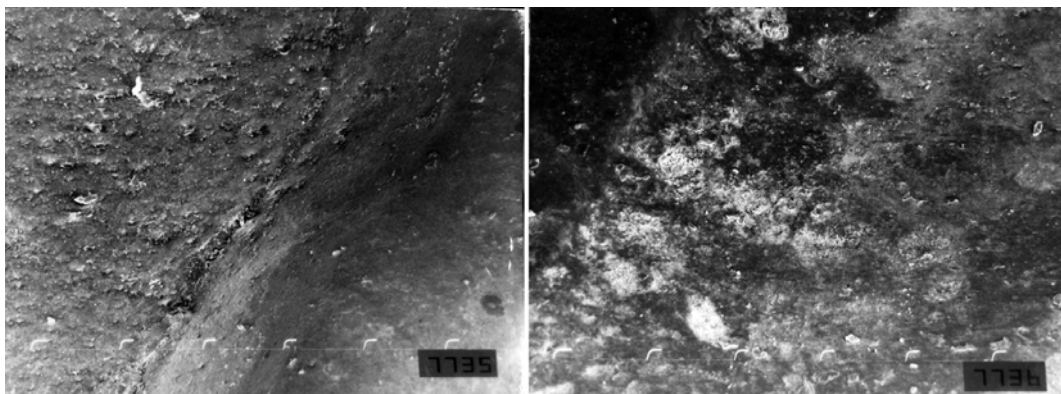


Figura 199. Imágen electrónica de barrido sobre el esmalte de un diente de *K. avelasi*.

La dentición determina importantes diferencias en los distintos taxones. Basicamente, Evans et al (2001) reconocen tres patrones generalizados:

En taxones basales y en *Planocephalosaurus*, los dientes posteriores del dentario son conos simples, lo que parecería estar representado también en *Kallimodon* (Cocude-Michel, 1963). En contraste, tanto en *Clevosaurus*, *Sigmala* (Fraser, 1986) y *Tingitana*, hay rebordes anteromediales grandes que sobrepasan el borde interno del diente precedente, formando así un borde cortante continuo. Sus dientes son escasos en número. En los restantes taxones, la dentición es intermedia entre ambos tipos (e.g. *Opisthias*).

Los dientes adicionales posteriores recuerdan semiconos con una superficie anteromedial facetada levemente cóncava. Los bordes labial y lingual de esa faceta se desarrollan anteriormente (con un borde labial más prominente), de modo que ellos se superponen sobre ambas superficies del diente por delante, produciendo una secuencia de dientes encajados. Más anteriormente, la forma de los dientes varía, y se tornan facetados tanto en el lado anteromedial como el posteromedial, reduciendo su superposición, tal como ocurre en *Sphenodon* y los taxones de Kota. Los dientes adicionales anteriores de la mandíbula de *Rebbanasaurus* son conos robustos de base cuadrangular, con facetas en la cara anterior y levemente asimétricos, por lo cual el margen labial de la faceta se pronuncia más que el lingual, creando un reborde incipiente, aunque sin superposición de las bases. *Godavarisaurus*, en cambio, posee dientes más gráciles y más semejantes a *Opisthias* y *Sphenodon*. El facetamiento anterior, no obstante, difiere de *Rebbanasaurus* al estar inclinado hacia la superficie anteromedial.

**Surangular:** El *surangular* (Cope, 1892; Kingsley, 1905; Romer, 1956; Kluge, 1967; Zalusky *et al.*, 1980; de Queiroz, 1987; Rieppel, 1993) es un hueso de gran tamaño relativo que ocupa, en la mitad posterior de la mandíbula y por detrás del coronoides, el dorso mandibular entre el coronoides y el articular.

Dado que forma la region dorsal media de la mandíbula, el surangular forma tambien parte del contorno posterodorsal del foramen mandibular en vista medial y francamente posterior en vista lateral.

En vista lateral, el surangular representa algo menos de 1/3 del largo mandibular. Su proceso anterior, alto y curvo, se extiende en arco entre el coronoides y el dentario, articulando su margen dorsal distal con el borde posterior y lateral del coronoides. El margen ventral del proceso anterior, tras bordear al foramen mandibular, contacta finalmente con el dentario.

Por detrás del foramen mandibular, el surangular presenta un límite de dirección posteroventral con el dentario, aunque este último se extiende un poco más en sentido caudal, culminando el surangular a la altura del comienzo de la tuberosidad externa del articular, mientras que el dentario llega hasta el final de la misma estructura.

El surangular no contacta visiblemente al angular. Lateralmente, además del dentario, sólo contacta al articular. Medialmente, el surangular contacta con el articular posteriormente, con el prearticular posteroventralmente y con el coronoides anteriormente. Bajo la cavidad glenoidea, el surangular y el articular quedan indistinguiblemente fusionados.

A comienzos de dicha cavidad, en la parte posterodorsal del surangular, se encuentra un foramen de gran tamaño y varios minúsculos. El más grande es el foramen surangular o forámenes de los nervios auriculotemporales (*foramen nervi auriculotemporalis* Versluys, 1936).

La articulación entre el surangular y prearticular delimita los bordes de la fosa aductora (Romer, 1956) (*fossa mandibular* de Jollie, 1960).

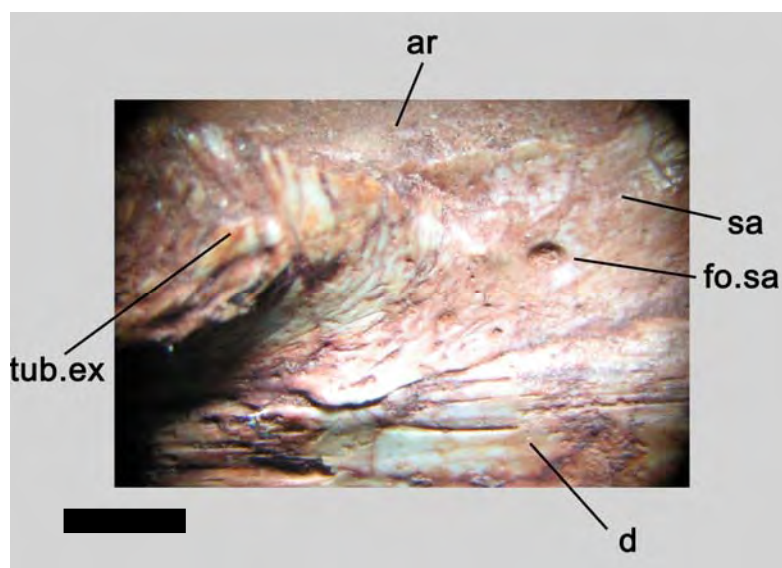


Figura 200. *Kaikaifilusaurus avelasi*, MPCA 328. Región del límite posterolateral de la mandíbula, entre el articular, surangular y dentario, mostrando el foramen surangular y la tuberosidad externa. Escala: 1 mm.

## ANGULAR

El angular es un hueso escuamiforme que se extiende largamente sobre el lado medial de la mandíbula, ocupando los 2/3 posteriores de la misma.

Posteriormente limita con el prearticular formando un borde elevado sobre el límite mismo (reborde angular-prearticular). Luego, bajo la fosa aductora se curva dorsalmente y avanza bajo el coronoides en línea recta internandose en el canal de Meckel, al que le hace de piso ventrolateral en un largo contacto con el dentario, su único límite anterodorsal, anterior y ventral.

Mientras que en *Sphenodon* apenas alcanza la región glenoidea, en *K. avelasi* se extiende aún hasta el final de la misma. Soportando ventralmente la cresta angular-prearticular por la cual discurre el límite entre ambos huesos, el angular presenta un patrón de fibras radiante característico.

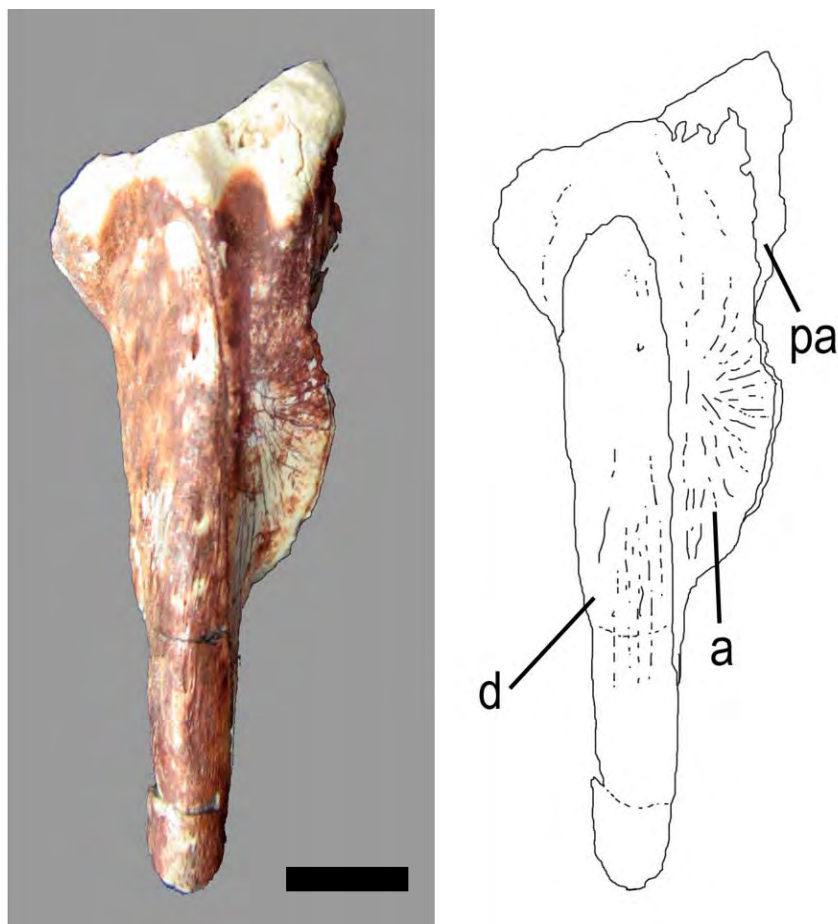


Figura 201. *K. avelasi*. Región glenoidea de la mandíbula en vista ventral. Escala: 5 mm.

**Prearticular:** El prearticular (*articular* de Parker, 1880; Cope, 1892; Kluge, 1962; Rieppel, 1993; *dermarticular* de Kingsley, 1905; *gonial* de Versluys, 1936; *postopercular* de Gaupp, 1906) forma el extremo posterior de la mandíbula, mostrando su mayor superficie sobre el lado medial.

El prearticular articula anteriormente con el dentario y coronoides, quedando parcialmente cubierto por el proceso anterolingual de este último. Dorsalmente, articula con el surangular formando la cara ventral de la fosa aductora y, más adelante, el piso del canal de Meckel. Posterodorsalmente limita con el articular a lo largo de una zona profundamente cóncava de dirección anteroposterior, la fosa prearticular, a través de la cual discurren los músculos de corte (shear group) que se originan en la zona retroarticular y permiten el movimiento propalinal (Gorniak *et al.*, 1982). Ventralmente limita con el angular, pasando el límite por el dorso de la cresta o reborde A-PA.

Posteriormente, el prearticular porta al proceso retroarticular, que se extiende posterior y medialmente. Los esfenodontes carecen del proceso angular o subarticular de los escamados (Siebenrock, 1895).

El proceso retroarticular queda definido por dos crestas que convergen posteriormente: la cresta timpánica lateralmente y la cresta medial (de Queiroz, 1987). Mientras que la cresta timpánica provee un margen donde se inserta el borde ventral de la membrana timpánica, y culmina dorsoventralmente en una cresta retroarticular, la cresta medial limita medialmente el área donde se aloja el foramen de la *chorda tympani*, por el que pasa el nervio facial. Entre la cresta timpánica y la cresta retroarticular queda definido un espacio suavemente cóncavo, la cuenca endoretroarticular, que se halla muy bien desarrollada en *Eilenodon robustus* pero es reducida en *K. avelasi*.

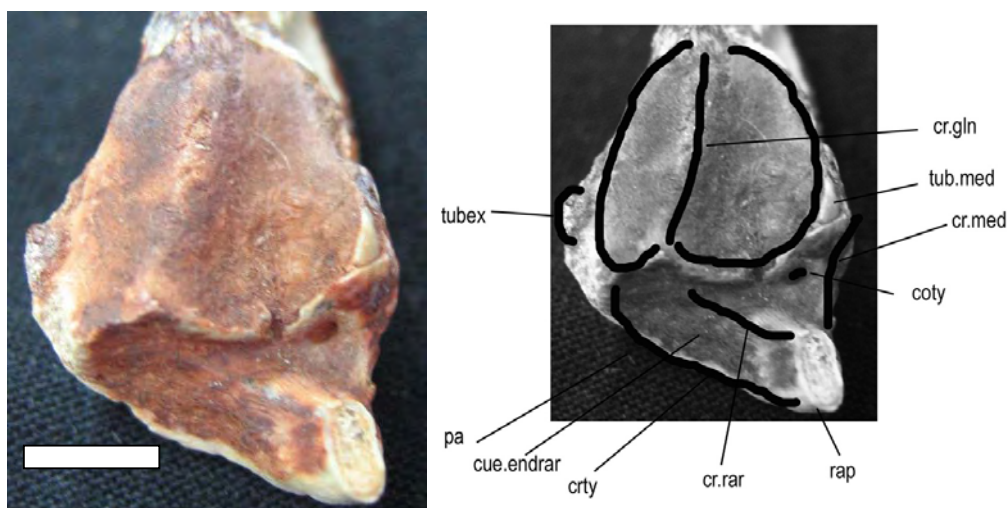


Figura 202. *K. avelasi*. Mandíbula izquierda en vista posterodorsal mostrando la región glenoidea y sus estructuras. Nótese el foramen de la *chorda tympani* sobre el lado medial de la zona retroarticular. Escala: 5 mm.

La forma y tamaño del proceso retroarticular en sí difiere bastante entre los distintos linajes.

En formas más basales, como *Diphydontosaurus* y en los clevosaurios, el proceso retroarticular se halla bien desarrollado y en su longitud permitía la inserción de una membrana timpánica importante.

Además, un proceso retroarticular anteroposteriormente extendido provee de un brazo de momento mayor en cuyo extremo se inserta el músculo depresor mandibular,

aumentando la fuerza en la apertura de la mandíbula. Esto es importante en especies pequeñas insectívoras como *Gephyrosaurus*, *Diphydontosaurus* y tal vez *Planocephalosaurus*, con muchos dientes cónicos y puntiagudos, donde la boca puede quedar atrapada por alimento cohesivo que trabe las mandíbulas (Whiteside, 1986). Una mayor distancia al extremo del proceso retroarticular provee de un esfuerzo mayor aunque menos rápido, capaz de desclavar el alimento, ya sean cutículas de insectos o sustancias fibrosas.

El mantenimiento de un proceso largo en clevosaurios se relaciona a la importancia del mantenimiento de un sistema auditivo de tipo timpánico bien desarrollado.

En los esfenodóntidos corona eupropalinales (e.g., *Sphenodon*, *Opisthias*, *Eilenodon*) pero también en el saurosauro *Ankylosphenodon*, *Pamizinsaurus* y *Homoeosaurus*, el proceso retroarticular es corto, lo que define el nodo 4, que incluye a los eilenodontinos y *Ankylosphenodon*, en el análisis filogenético de Reynoso (2000).

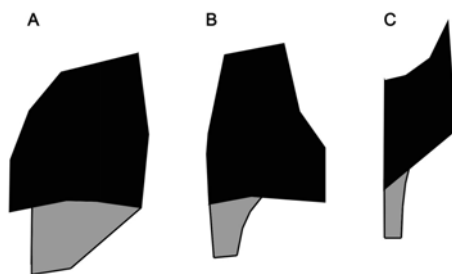


Figura 203. Relación entre la cavidad glenoidea y el proceso retroarticular en tres esfenodóntidos eupropalinales: *Eilenodon* (A), *Kaikaifilusaurus* (B) y LACM, taxón 4 (C). No a escala.

Al ser corto, el depresor mandibular, menos desarrollado, se inserta más cerca del cráneo, invadiendo en *Sphenodon* la región auditiva e incluso parte de la cavidad del oído medio.

Si bien la dieta de *Sphenodon* incluye bastantes insectos, *Sphenodon* no produce la empalación de sus presas con una totalidad de dientes pequeños y aguzados sino con los caniniformes maxilares, mandibulares y el primer palatino hipertrofiado, por lo que el alimento es más fácil de despegar con el uso de la lengua.

A la vez, la cercanía de las fibras del depresor mandibular al contacto cuadrado-articular posibilita una veloz apertura de la boca, proveyendo a *Sphenodon* de una rápida eversión de la lengua, herramienta óptima para ser un ágil cazador de insectos, que constituyen parte de su dieta.

Un proceso retroarticular corto permite también una mayor apertura bucal, que es capitalizada por *Sphenodon* en la posibilidad de cazar vertebrados como los pichones de petreles o, en ambientes donde hay mamíferos (condiciones de laboratorio, Gorniak *et al.*, 1982), capturar y seccionar ratones.

En vista dorsal, la superficie del proceso varía. En *Eilenodon* es importante, pues el proceso tiene casi el mismo tamaño del articular, mientras que en *K. avelasi* es de menos de la mitad de ese tamaño y es un proceso muy pequeño en un esfenodontino de la Formación Morrison. No obstante, la curvatura dorsal del mismo en alto ángulo es propia de *K. avelasi*.

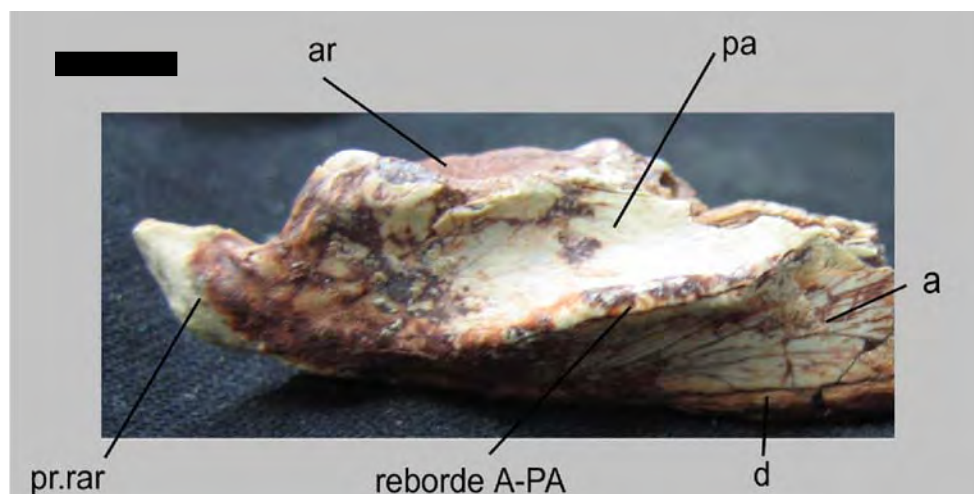


Figura 204. *Kaikaifilusaurus avelasi*, vista medial de la parte posterior de la mandíbula izquierda mostrando la cresta sobre la que corre el reborde angular-prearticular y el límite entre ambos huesos, así como el corto y girado proceso retroarticular. Escala: 5 mm.

**Coronoides:** El coronoides (o *complementario* de Gaupp, 1906) se sitúa inmediatamente tras la hilera dentaria mandibular. Este hueso queda expuesto principalmente en vista medial y un poco en vista lateral. Cubre en su totalidad la superficie medial del proceso coronoideo del dentario y asoma en vista lateral por sobre el dentario.

Posee un proceso dorsal de gran tamaño que se extiende por sobre el resto del margen dorsal de la mandíbula. La parte del coronoides que sobrepasa al proceso coronoideo del dentario en vista lateral se conoce como proceso labial, que porta una rugosidad epidentaria y presenta una prominencia en su extremo anterodorsal que es el punto mas alto de la mandíbula. Este punto se encuentra en *K. avelasi* en la parte mas anterior del coronoides, mientras que en *Diphydontosaurus* se encuentra a la mitad del hueso.

Posterior a este proceso y lateralmente, el coronoides articula con el margen dorsal del proceso anterolateral del surangular, que es visible tanto en vista medial como lateral como una fina lengua de hueso que se monta al coronoides desde atrás.

Medialmente, el coronoides articula con el dentario anteriormente y se extiende cubriendo medialmente la base del último diente. Anteriormente, se extiende por debajo de la hilera dentaria hasta la base del tercer diente.

Como en arcosauros (Gauthier, 1984) y lepidosauros ancestrales (areoscelidios, younginiformes, Reisz, 1981; Gow, 1975), *K. avelasi* mantiene un coronoides bajo. No obstante, en muchos esfenodontidos tiene un buen desarrollo dorsoventral.

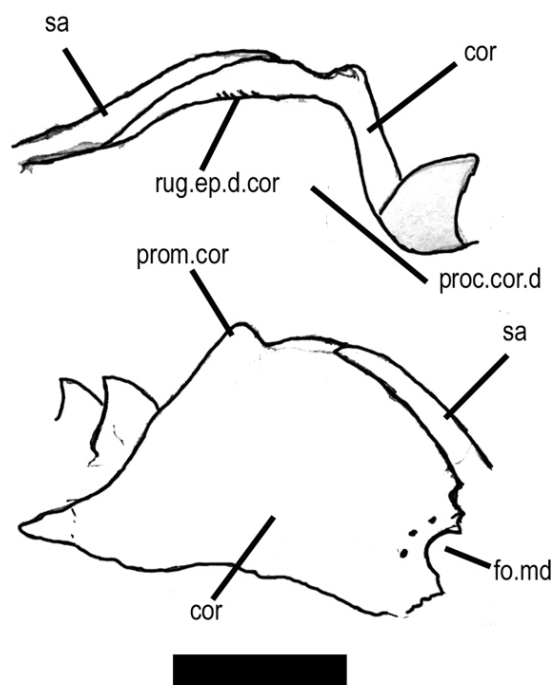


Figura 205. *K. avelasi*, MPCA 328. Detalle del coronoides y estructuras anexas. Escala: 10 mm.



**Articular:** El articular, hueso endocondral, se aloja por sobre el prearticular y limita anteriormente también con el surangular. En su borde medial, el articular presenta un tubérculo que marca su contacto con el prearticular. El tubérculo externo, por otro lado, se halla completamente sobre el prearticular.

La cavidad glenoidea se halla en línea con la mandíbula, al punto que su cresta medial o glenoidea se encuentra dispuesta sobre la misma línea de las cúspides de los últimos dientes.

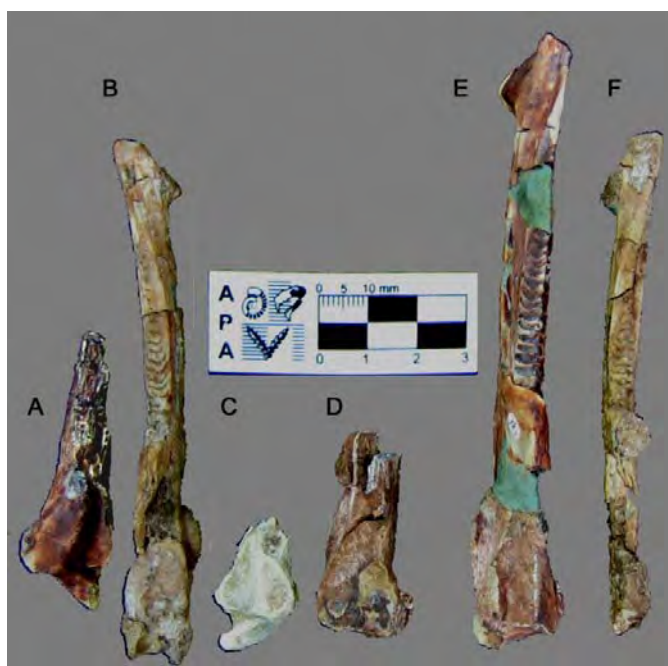


Figura 206. Mandíbulas izquierdas (A, B) y derechas (C-F) de *K. avelasi* en vista dorsal. B y F corresponden al holotipo (MPCA 300), A y E a material asignado (MPCA 416).

A diferencia de otros lepidosaurios, las cavidades glenoideas de los esfenodóntidos, en especial los taxones derivados, son extensas anteroposteriormente en relación al desarrollo de la masticación propalinal.

No obstante, la forma de dicha cavidad varía en los distintos linajes, en los cuales la cavidad glenoidea puede ser simétrica o asimétrica, corta o larga.

En esfenodontinos, la subcavidad medial es mas grande y amplia que la lateral y es seguida posteriormente por el proceso retroarticular. En cambio, la subcavidad lateral es de la mitad de ese tamaño, se inicia anteriormente y culmina también anteriormente, aproximadamente a la mitad de la extensión anteroposterior de la medial.

En *Eilenodon robustus*, ambas subcavidades son semejantes por lo que la cavidad glenoidea es bastante simétrica, anteroposteriormente corta y en forma de corazón.

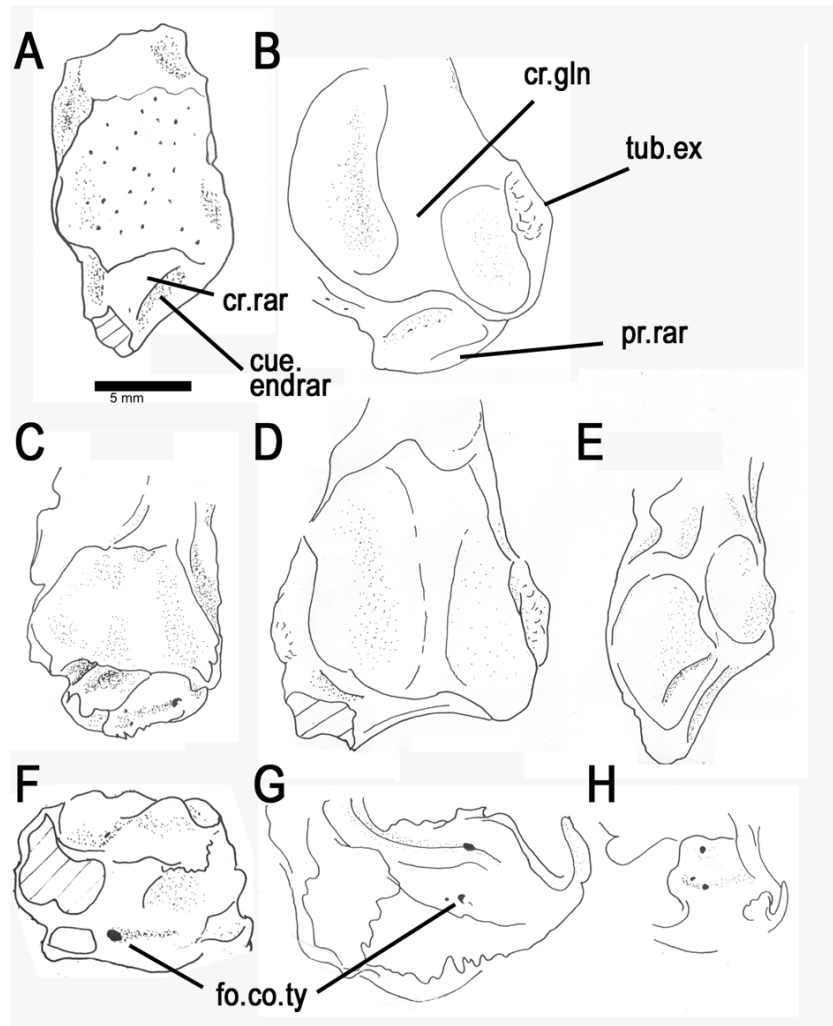


Figura 207. Región glenoidea de mandíbulas derechas de esfenodóntidos. A, LACM 115735 (cf. *Eilenodon robustus*), en vista dorsal; B, *K. avelasi* en vista dorsal; C, *Eilenodon robustus* (holotipo) en vista dorsal; D, *K. avelasi* en vista dorsal; E, LACM 135531, esfenodontino (taxón 4) en vista dorsal; F, G y H, *Eilenodon*, *Kaikaifilusaurus* y el esfenodontino en vista posterior.

En *K. avelasi*, la región glenoidea es particular, siendo anteroposteriormente extensa, a excepción de ejemplares puntuales como MPCA 323 donde se parece a la de *Eilenodon*. A diferencia de los esfenodontinos, en *K. avelasi* es la subcavidad externa la que se extiende más posteriormente.

Esa subcavidad se halla externamente limitada por el tubérculo externo del prearticular que debe haber funcionado como una traba de seguridad evitando que la mandíbula se saliera de carriles.

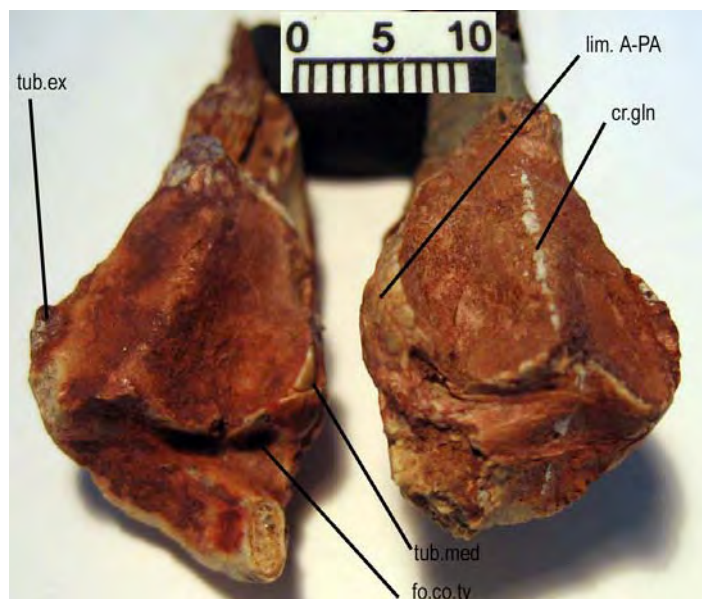


Figura 208. *K. avelasi*. Articular en vista posterodorsal mostrando la cavidad glenoidea y estructuras anexas.

## DERIVADOS DEL SEGUNDO Y TERCER ARCO

**Columela:** En los esfenodontes, las columelas son más gráciles, delgadas y elongadas que en lepidosauromorfos ancestrales, tal como ocurre en los kuehneosaurios (Gauthier *et al.*, 1988).

En lepidosauromorfos basales, las columelas son perforadas en su base por el pasaje de la arteria estapedial (Carroll, 1977; Reisz, 1981). En estadios postembrionarios, las columelas de los esfenodontes son inperforadas (Gans, 1978), así como en la mayoría de los escamados. Esto se da por un cambio a lo largo del desarrollo de la posición de la arteria estapedial (Gans y Weaver, 1976).

En *Sphenodon*, la columela se encuentra aplastada por el desarrollo anormal de esta región en ese género, y no es funcional. En ningún ejemplar de *K. avelasi* se ha preservado la columela.

**Hioides:** No se ha preservado ningún elemento reconocible del arco hioideo.

### 9.3.3. DENTICIÓN

Como en todos los lepidosaurios, y con excepción de la particular condición anquilotecodonte de *Ankylosphenodon*, los esfenodontes tienen una dentición con una implantación de tipo superficial al hueso mandibular, conocida como acrodonte, reforzada con un notable sobrecrecimiento de la dentina, que se alterna en capas con la pulpa (Edmund, 1960; 1969).

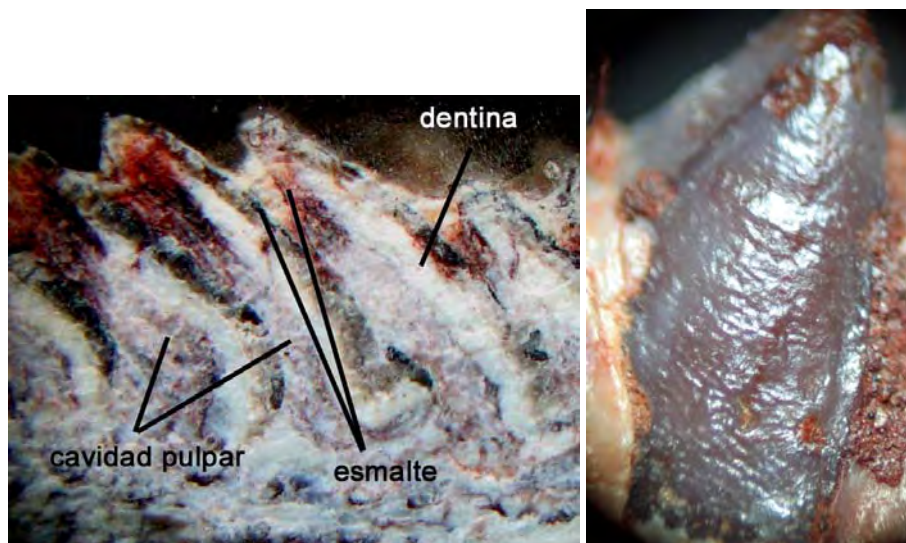


Figura 209. Corte y pulido de una mandíbula de *Kaikaifilusaurus* mostrando la alternancia de elementos de la dentición adosados sobre la superficie del dentario (izquierda) y fotografía de un diente de *K. avelasi* no desgastado mostrando el patrón ornamental del esmalte (derecha).

La mayor parte de los esfenodóntidos derivados presentan una implantación acrodonte (Fraser y Shelton, 1988). En ellos, los dientes no poseen un remplazo vertical, sino que los nuevos dientes se adicionan en el extremo posterior del hueso portador de dientes, siguiendo el crecimiento del último adicionado (e.g., Robinson, 1976).

Este carácter se halla presente ya en el rincocéfalo basal *Gephyrosaurus*, aunque éste retiene como plesiomorfía el crecimiento por reemplazo alternado de dientes pleurodonte creciendo bajo los orificios de reemplazo de los dientes más viejos (Evans, 1985; Reynoso, 2003). De allí se deduce que la condición acrodonte es una condición modificada de la pleurodonte, como se ha observado en el registro fósil (Evans, 1980), tanto para escamados como para esfenodontes.

En los esfenodóntidos derivados, los nuevos dientes que van saliendo incrementan su tamaño sucesivamente, a la vez que los más viejos van siendo permanentemente reducidos por desgaste.

Los dientes de implantación acrodonte suelen encontrarse invadidos y soldados por sobrecrecimientos óseos. Además, aunque de modo algo circunstancial y con numerosas excepciones (Gauthier *et al.*, 1988), los dientes se encuentran situados en el ápice del hueso portador mas que en el lado interno.

En la sucesión de series dentarias estudiadas por Harrison (1901), Robinson (1976) y Reynoso (1992; 2003), la serie de dentición embrionaria es sucedida por la eclosional. De los dientes embrionarios, que en *Sphenodon* (estado Q a R, Harrison, 1901) llegan a formarse siete entre el tercer y quinto mes de incubación, ninguno llega a fijarse a la mandíbula y que degeneran antes de la eclosión (Reynoso, 2003).

Los dientes eclosionales pueden observarse en juveniles de *Sphenodon* entre el sucesional caniniforme y los adicionales, en general con alternancia de tamaño, que es mantenida en esfenodontinos adultos como condición neomórfica. Se forman en estadios prenatales (estado R) y llegan a ser unos 13 en el estado S final de *Sphenodon*, al nacer (Robinson, 1976). Bien fijados al dentario, se desgastan con facilidad y no es común hallar evidencias de su presencia en individuos maduros. Los mas anteriores, o incisivos, de tamaño uniforme, pueden ser de este tipo (suelen ser 2 o 3) o sucesionales.

De entre los dientes eclosionales puede surgir algún diente “sucesional”, que corresponde a una generación diferente, de crecimiento continuo, que en los esfenodontinos conforman los caniniformes. Los esfenodontinos como *Sphenodon*, *Cynosphenodon* (Reynoso, 1996) o el material fragmentario de Kirtlington descrito por Evans (1992), muestran su caniniforme ubicado tras un reborde edéntulo. Los sucesionales aparecen temprano, a fines del estado T, apenas unas semanas tras el nacimiento y crecen continuamente. Suelen ser aún mayores que los adicionales y persisten toda la vida del individuo, aún cuando los adicionales se gastaron por completo y mantienen una tasa de crecimiento presumiblemente mayor que la de los otros dientes (Reynoso, 2003), siendo no siempre el mas alto pero si el mas robusto. Al emerger el primer sucesional reemplaza a los eclosionales 2 y 3. Un segundo sucesional, que crecerá hasta convertirse en el típico caniniforme de *Sphenodon* reemplaza luego al primero y a seis a siete dientes eclosionales anteriores (de tamaño alternado).

Al ir desarrollandose la lamina dental en direccion posterior durante el crecimiento, un nuevo tipo de dentición, la “adicional”, se incorpora al final del

dentario, por detrás de la hilera de dientes “eclosionales”. Los adicionales se van incorporando al fondo de la hilera dentaria mientras crece la mandíbula, ya que los dientes no crecen y van siendo desgastados. En *Sphenodon*, donde existe un espaciamiento característico entre los dientes, éste disminuye hacia atrás.

Estos dientes constituyen la mayoría en el adulto y es posible que los primeros en salir reemplacen a los últimos dientes eclosionales (Rieppel, 1992b) en el estadio T temprano dejando una diastema anterior al surgimiento del primer adicional.

En *Sphenodon punctatus*, tras la aparición del ultimo adicional aparece una pequeña diastema final, indicativa del estado senil. Ahí se alcanza el número máximo de dientes. En *Sphenodon punctatus* el conteo de dientes adicionales es mayor que el de *Opisthias*. En el adulto de *Cynosphenodon* Reynoso contó 14 adicionales de los que el mayor puede ser el segundo (*Cynosphenodon*), tercero (FH0063) o ultimo. En el caso de *Cynosphenodon*, el cuarto adicional puede ser un dentículo, lo que parece ser un relicto de la dentición alternada de los esfenodontinos.

La hilera adicional, que suele presentar fuertes rebordes en esfenodontes avanzados, no será reemplazada, aunque puede llegar a desaparecer por desgaste, como ocurre en el holotipo de *Sapheosaurus tholliereri* (Cocude-Michel, 1963), *Kawasphenodon expectatus* y algunos clevosaurios. Esto es posible en individuos seniles donde los dientes no son desechados ni reemplazados, pero también es posible que la condición edéntula se haya desarrollado por procesos heterocrónicos en algunos linajes de esfenodontes.

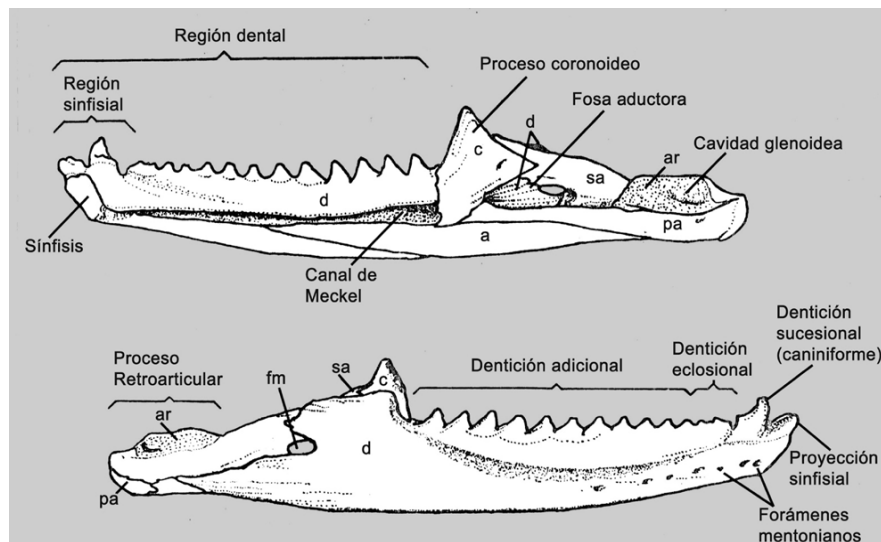


Figura 210. Mandíbula de *Sphenodon punctatus* mostrando los huesos y regiones y elementos de importancia descriptiva. Modificado de Robinson (1976).

Aunque el *Opisthias* de Purbeck parece mostrar pequeños dientes eclosionales en su region anterior, la mayoría de los opistodontes carecen de ellos y, de hecho, sólo presentan denticion adicional.

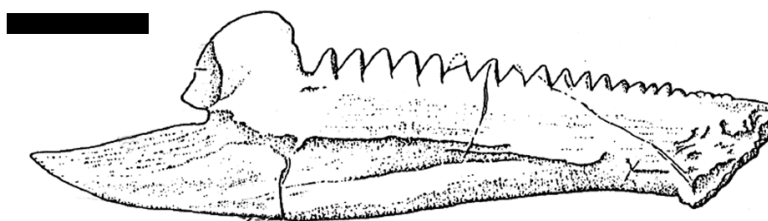
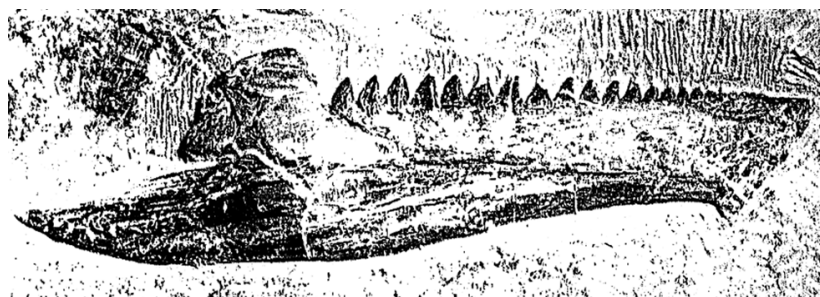


Figura 211. *Opisthias* sp., de la Purbeck Limestone. Modificado de Evans y Fraser (1992). Escala: 10 mm.

En opistodontes mas derivados, como *Kaikiaifilusaurus*, no se ha detectado ningún tipo de regionalizacion dentaria como eclosionales aún en formas muy jóvenes. Tampoco, como es esperable, se encuentran dientes sucesionales caniniformes, ya que éstos caracterizan a los esfenodontinos. Los mismos se encuentran presentes en *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, el material de Kirlington (Evans, 1992) y *Theretairus*. Tras mucha discusión se ha aceptao razonablemente que *Opisthias* no presenta caniniformes, lo que queda claro en el paratipos. Lo que sí tiene *Opisthias* es un espolón sinfisial muy bien desarrollado, ubicado en el extremo anterior.

Según Reynoso (2003), *Cynosphenodon huizachalensis* y *Sphenodon* comparten la presencia de una serie eclosional dividida en una región anterior de tamaño uniforme y una region posterior que se alternan por la erupción temprana de dientes sucesionales, una segunda generacion dentaria de crecimiento continuo. A la vez, una region sinfisaria crece anteriormente pero con un ritmo retrasado en el borde dorsal,

extendiendo así la distancia entre el diente sucesional caniniforme y el extremo más anterior del dentario, lo que incrementa a la vez el ángulo del margen anterior de la sínfisis. Este patrón sería común sólo a los esfenodontinos.

En los eilenodontinos, los dientes son numerosos y uniformes en forma y tamaño, aún en especímenes neonatos, y con un suave incremento en tamaño hacia atrás en la serie adicional. Estos dientes, cuyas puntas se dirigen hacia delante, se hallan en *Kaikaifilusaurus* muy densamente dispuestos, formando una cuchilla de corte aserrada y continua. Como en otros eilenodontinos y en *Opisthias*, los dientes son anchos transversalmente (Rasmussen y Callison, 1979), portando cada uno un par de crestas labial y lingual que imbrican al diente precedente.

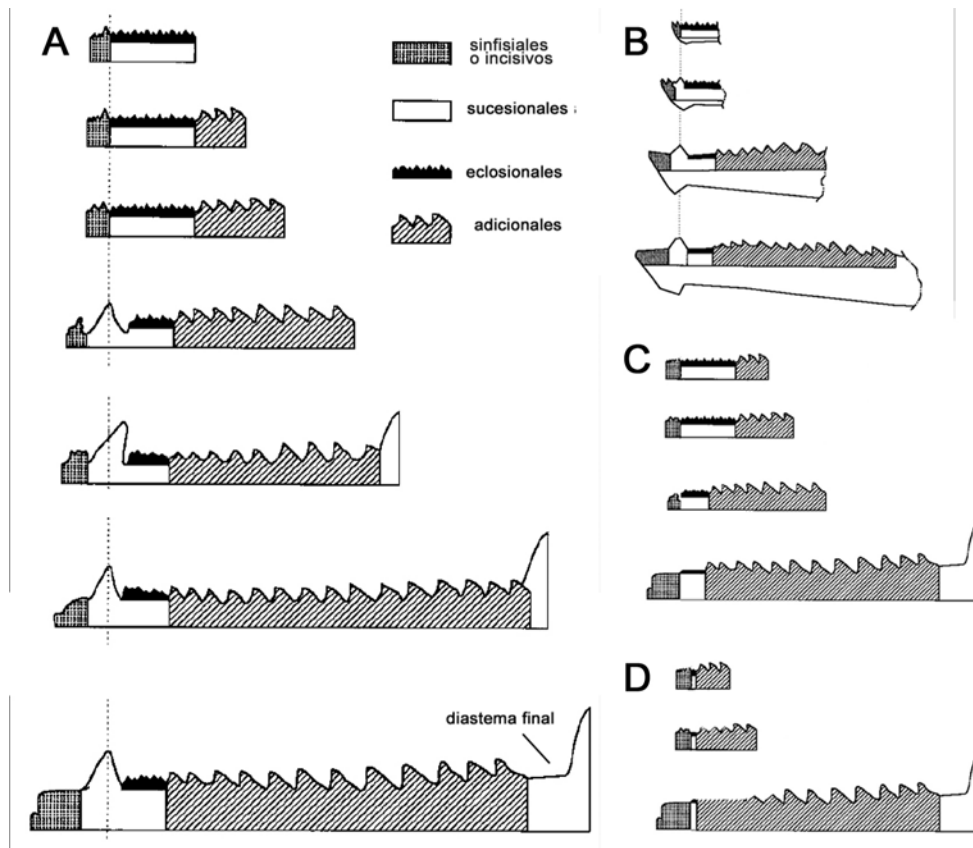


Figura 212. Diagrama mostrando los tipos de dentición en la mandíbula de *Sphenodon* (A), *Cynosphenodon* (B), *Opisthias* (C) y un eilenodontino (D). Si bien se ha representado la presencia de una serie eclosional reducida en D, es posible que sólo ocurra prenatalmente en eilenodontinos. Modificado de Robinson (1976).



El espaciado entre las piezas dentarias es característico. Mientras que en esfenodontinos como *Cynosphenodon* y *Sphenodon*, el espaciado entre las piezas dentarias es grande, en otros esfenodontinos como *Therethairus* y el esfenodóntido de Cerro Cóndor, el patrón de distribución de los dientes puede variar. En el primero es heterogéneo, con dientes anteriores muy separados y posteriores cercanos entre si, mientras que en el último taxón, los dientes, alternados, se hallan de a pares.

Otros linajes, muestran una distribución más homogénea. En opistodontes como *Opisthias*, las piezas se hallan poco espaciadas y el patrón de distribución de los dientes es homogéneo. En eilenodontinos, el espaciado es casi inexistente.

Con respecto al modo de acreción y tamaño dental, en la mayoría de los esfenodontes, por su modo acrecional, los dientes adicionales posteriores son mayores que los anteriores. En algunos casos particulares, como *Diphydontosaurus*, *Clevosaurus*, *Kallimodon*, *Brachyrhinodon*, *Homoeosaurus* y *Toxolophosaurus*, el mayor es el último.

En *Cynosphenodon* los dientes adicionales aumentan de tamaño hacia atrás entre los primeros y el décimo, tras el cual comienzan a decrecer. El último es muy pequeño, y presenta un particular dentículo intermedio en lugar del cuarto adicional. En neopropalinales como *Palaeopleurosaurus* y algunas especies de *Clevosaurus*, el último diente es menor que el antepenúltimo, mientras que en *Planocephalosaurus* el último es mucho mayor.

En *Sphenodon*, así como en *Sigmala*, los dientes adicionales aumentan de tamaño hacia atrás. Sin embargo, algunos de la zona media son levemente más grandes, siendo los últimos y los centrales subiguales. Si bien en *Sphenodon* son algo menores, nunca llegan a ser tan chicos como en *Cynosphenodon*.

En *Opisthias*, los dientes adicionales aumentan su tamaño hacia atrás, siendo el último el mayor. El incremento en tamaño suele ser abrupto.

En *Opisthias rarus*, los dientes presentan crestas laterales pronunciadas que hacen que el diente posterior cubra parcialmente al anterior, lo que da como resultado una pseudo imbricación, sin espaciamiento aparente, lo que no se da en *Sphenodon* ni *Cynosphenodon*. En este último, los dientes adicionales posteriores presentan crestas/rebordes (flanges), pero no se expanden hacia delante como en *Opisthias*.

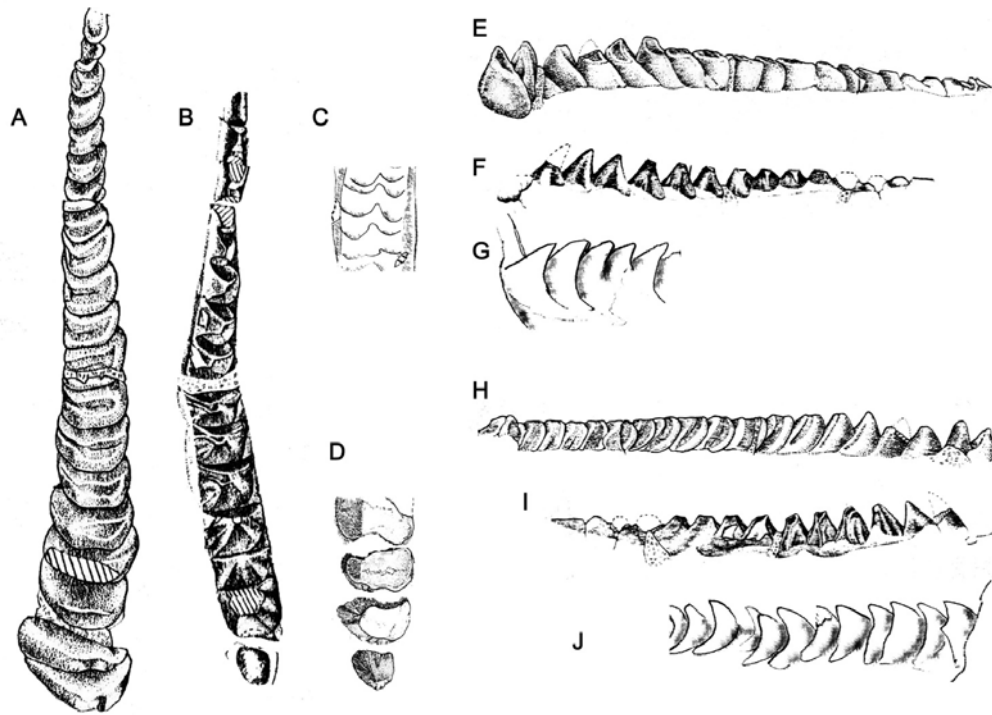


Figura 213. Comparación entre las denticiones de los opistodontes *Toxolophosaurus claudi* (a, dorsal; e, lateral; h, medial), *Opisthias rarus* (b, dorsal; f, lateral; i, medial), *Eilenodon robustus* (d, dorsal) y *Kaikaifilusaurus avelasi* (c, dorsal; g, lateral; j, medial). (Modificado de Throckmorton *et al.*, 1981).

*Tingitana* presenta un reborde (flange) anterolingual en los dientes de la mandíbula y uno posterolingual en los del maxilar. *Opisthias*, en cambio, no presenta esos fuertes rebordes anterolinguales en la mandíbula, pero sí los posterolinguales del maxilar, así como los presentan *Clevosaurus*, *Homoeosaurus*, *Kallimodon* y *Pleurosaurus*, el último con rebordes anteriores y posteriores y, de un modo mas suave, también los presenta *Sphenodon*. En el caso de *K. avelasi*, los dientes son complejos y los rebordes son numerosos.

En síntesis, en esfenodontinos como *Cynosphenodon* y *Sphenodon* los dientes adicionales son delgados y gráciles, anteroposteriormente cortos pero redondos en corte transversal. Los dientes adicionales se hallan levemente separados entre si y presentan crestas dentales moderadas. *Cynosphenodon* y *Sphenodon* comparten, según Reynoso (1997) la presencia e idéntica disposición y desarrollo ontogenético del diente sucesional caniniforme, así como una idéntica disposición de los ápices de los dientes adicionales. Estos, sin embargo, difieren levemente en ser en *Cynosphenodon* más

inclinados hacia delante, con la cara anterior del diente perpendicular al dorso de la rama mandibular.

En un modelo muy diferente, los dientes adicionales de *Clevosaurus*, *Planocephalosaurus*, *Kallimodon* y *Sigmala* presentan ápices que nunca se inclinan hacia delante (triángulo obtuso). En *Opisthias*, por el contrario, los dientes se hallan bien inclinados hacia delante, en un modelo que Apesteguía y Novas (2003) llamaron “opistodoncia”.

### 9.3.4. ESQUELETO POSTCRANEANO

**Esqueleto Axial:** Aunque numerosos esqueletos han sido encontrados articulados, los conteos vertebrales quedan dificultados por la escasez de material preparado o preservado en su totalidad. Como referencia, en *S. punctatus*, el conteo vertebral es de 25 presacras (24 para Reynoso, 2000), 2 sacras y entre 30 y 36 caudales (Fraser y Walkden, 1984).

Las vértebras de *K. avelasi* muestran como características generales los centros notocordales o anficélicos, que muestran forma de clepsidra en vista ventral. La presencia de intercentros libres es evidente a lo largo de toda la serie presacra y se continúan en la región caudal como arcos hemales.

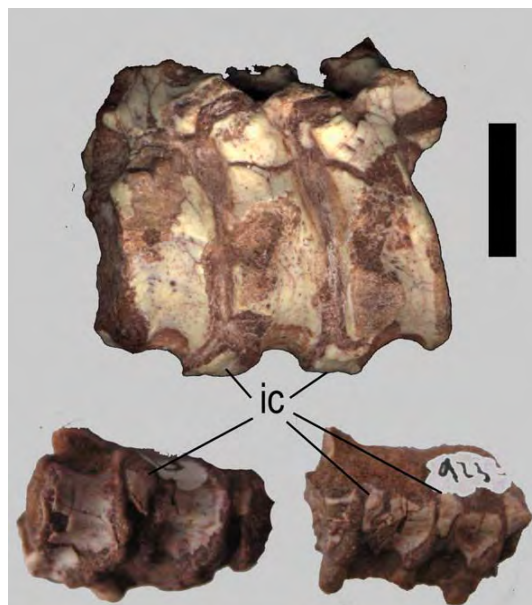


Figura 214. *K. avelasi*. Series vertebrales mostrando los intercentros. Escala: 10 mm.

Las vértebras articulan entre si mediante zigapófisis cuya orientación varía a lo largo de la serie. Evans (1981) y Reynoso (2000) describen la condición de facetas zigapofiseales pequeñas y de inclinación abrupta como la condición primitiva para lepidosaurios.

En *Ankylosphenodon*, tal como se evidencia en safeosaurios, las zigapófisis son horizontales y abultadas, condición que se relaciona, junto con costillas paquistóticas, a hábitos acuáticos (Ahmad, 1993; Reynoso, 2000).

En *K. avelasi*, aunque las vértebras son de gran tamaño, no son paquistóticas. Las facetas zigapofisiales son amplias y más bien horizontales, en especial en las últimas vértebras dorsales.

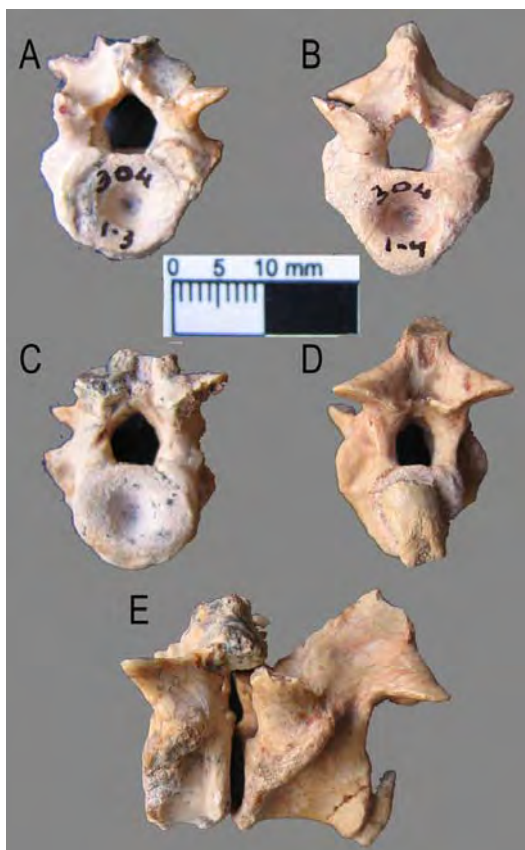


Figura 215. *K. avelasi*. MPCA 304. Comparación entre una vértebra cervical (A, C, E izquierda) y una dorsal (B, D, E derecha) en vista anterior (A, B), posterior (C, D) y lateral izquierda (E).

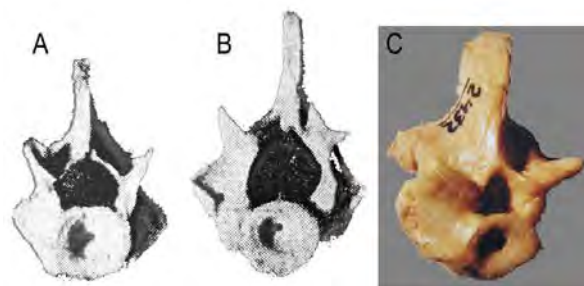


Figura 216. *Sphenodon punctatus*, vértebras cervicales (A) y dorsales (B) en vista anterior. A la derecha, una vértebra paquistótica del saurosauro *Ankylosphenodon* (C).

La articulación zigofénica es de menor importancia, aunque es más conspicua entre las vértebras cervicales. Evans (1981) ha reportado la presencia de articulaciones intervertebrales accesorias en *Gephyrosaurus* y *Sphenodon*. Fraser (1988) describe articulaciones accesorias en las bases de las espinas neurales de todas las vértebras, como pequeños espolones posteriores equivalentes en posición y función a hipósfenos (Apesteguía, 2005b) pero situados no por debajo del nivel de las postzigapófisis sino al mismo, por lo que me refiero a ellos como epihipósfenos. Aunque en *Clevosaurus hudsoni* son pequeños y en forma de espolón, en *K. avelasi* son bífidos y articulan en una pequeña muesca en la cara anterior de la vértebra siguiente, el epihipantro, justo al pie de los inicios de la espina neural.



Figura 217. *K. avelasi*. Fragmento de arco neural en vista ventral mostrando el epihipósfeno bífido.

El esqueleto se compone de vértebras masivas y de gran tamaño, con arcos neurales bajos y una apertura pequeña para el canal neural.

Todos los cuerpos vertebrales presentan forámenes subcentrales para las venas espinales procedentes de la región meníngea de la médula, que se unen a venas que

llevan esa sangre hacia la vena cava (Winchester y Bellair, 1977; Fraser y Walkden, 1984).

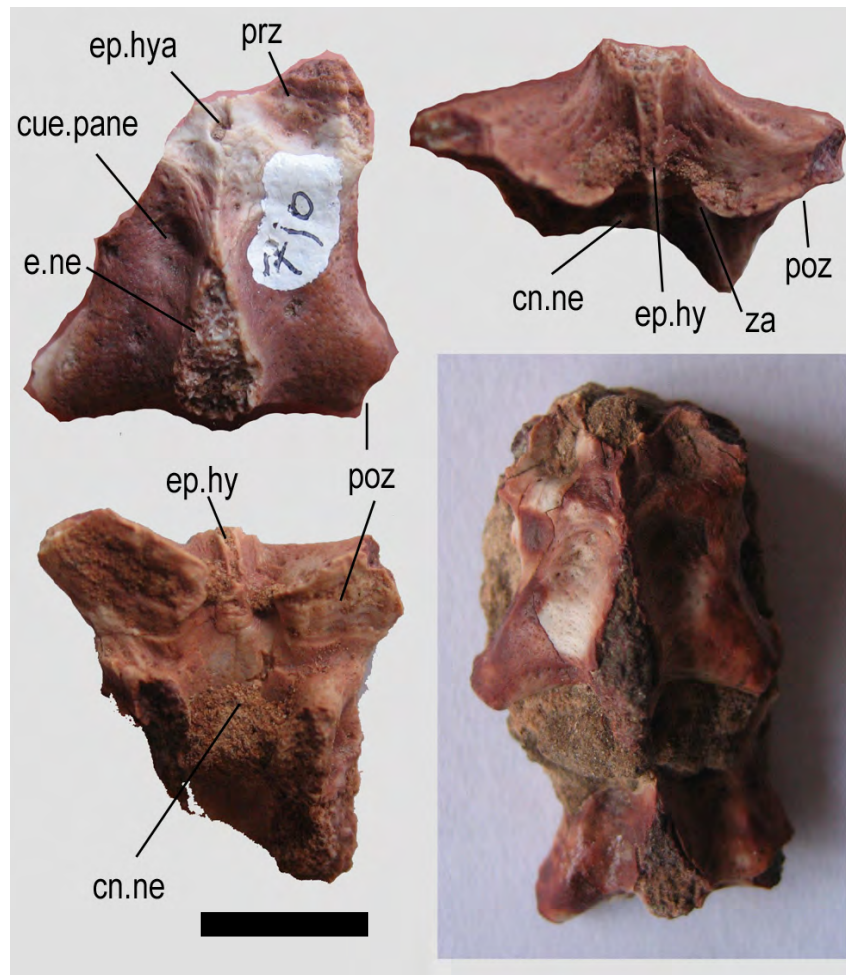


Figura 218. *K. avelasi*. Arco neural aislado (N° de campo 710) en vista dorsal (arriba, izquierda), ventral (abajo, izquierda) y posterior (arriba, derecha). A la derecha (abajo) se muestra parte de una serie vertebral articulada en vista dorsal. Escala: 5 mm.

**Vertebras Cervicales:** De acuerdo a la presencia de ocho vértebras cervicales en *Sphenodon*, es posible que el mismo caso haya sido en *K. avelasi*. Este dato, presente en muchos de los especímenes, no ha podido obtenerse aún por falta de preparación, pero podrá ser conocido en breve. En MPCA 318 se ven sólo cuatro cervicales entre el cráneo y la región de la interclavícula.



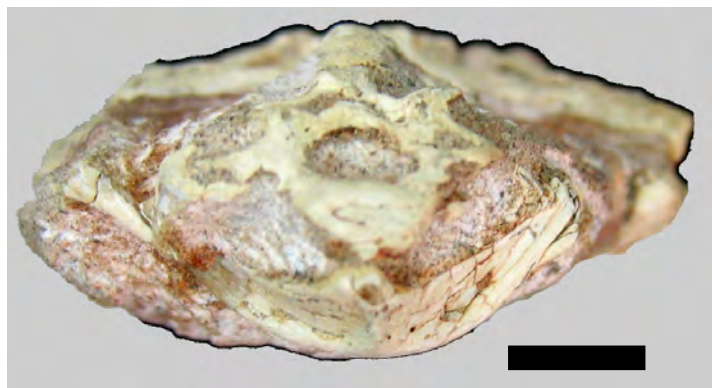


Figura 219. *K. avelasi*. MPCA 318. Vértebra cervical en corte mostrando sus relaciones entre el final del cráneo y la zona esternal. Escala: 10 mm.

**Proatlas:** Al describir el basicráneo de *K. avelasi* se ha notado una pequeña zona articular sobre el piso del cuello del cóndilo. Esta zona, con forma de lágrima y descrita con el basioccipital, es considerada aquí como la mitad ventral del medio esclerótomo cuya parte dorsal forma el proatlas y que, de acuerdo a Romer (1956) y Hayek (1927), se fusiona al occipucio. En algunos de los especímenes en estudio (e.g., MPCA 304) puede observarse que corresponde a una osificación independiente.

**Atlas:** El atlas se ha preservado con su intercentro, centro vertebral (proceso odontoides) y parte del arco neural. De este último sólo se halla representada la mitad derecha en MPCA 304, material que incluye también el axis y parte del cóndilo occipital del cráneo.

Rodeando al proceso odontoides se erigen las bases del arco neural del atlas y bajo él se desarrolla el cóndilo. El arco neural del atlas no se ha preservado bien, por lo que sus detalles no pueden ser descritos, pero se halla en estrecho contacto con el cóndilo occipital.

Ventralmente, el proceso odontoides articula con el intercentro del atlas, posteroventralmente con el centro del axis, posterodorsalmente con el arco neural del axis y anteriormente con el proatlas. La faceta de articulación es única y amplia prezigapófisis dorsal. En vista lateral el proceso odontoides se halla más desarrollado en su región dorsal aunque posee también una faceta articular ventral amplia para el intercentro del atlas.

En vista dorsal, el cuerpo del proceso odontoides es amplio, cóncavo y presenta un par de forámenes por detrás de la faceta articular.

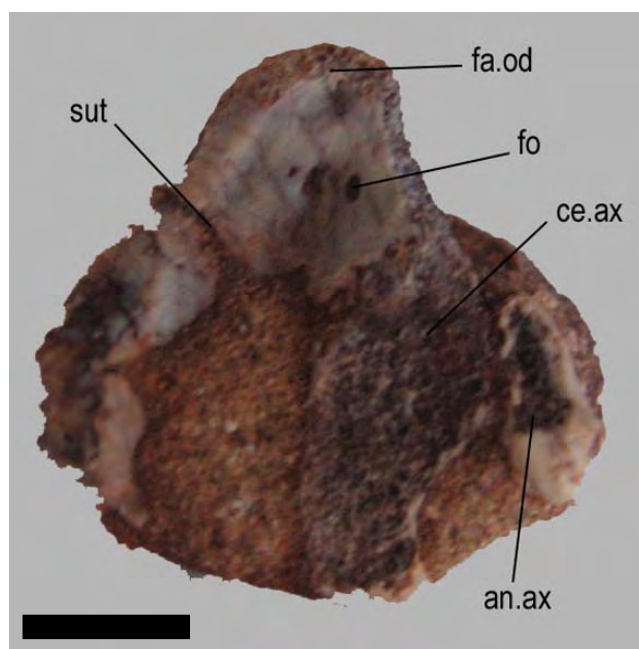


Figura 220. *K. avelasi*. Axis incompleto en vista dorsal mostrando el proceso odontoides. Escala: 2 mm.

El intercentro del atlas es una amplia y robusta banda en forma de medialuna que infrayace al proceso odontoides y se ubica posterior al cóndilo occipital. En su cara anterior presenta una amplia faceta sobre la que el cóndilo puede moverse en sentido lateral y un proceso lateral que limita movimientos en sentido lateral.

Sobre su cara lateral presenta una zona rugosa donde se ubican costillas y en la cara ventral se aprecia un pequeño tubérculo posterior que, de acuerdo a la ubicación de un proceso semejante en el intercentro del axis, se consideran aquí como osificaciones independientes o hipocentros, desarrollados en contacto con las hipapófisis o intercentros, tal como ocurre en otros lepidosaurios (e.g., Hoffstetter y Gasc, 1969).

**Axis:** El axis presenta un centro vertebral bien desarrollado y alto. Presenta a cada lado facetas distintas para costillas. La diapófisis se halla en el límite entre el centro y el arco, mientras que la parapófisis se ubica casi sobre el borde ventral del centro. La línea que une ambas facetas se halla elevada por sobre la pared lateral del centro axial y presenta por detrás una concavidad marcada extendida dorsoventralmente. En vista dorsal, el centro del axis es cóncavo y porta dos bordes elevados, las bases del arco neural.



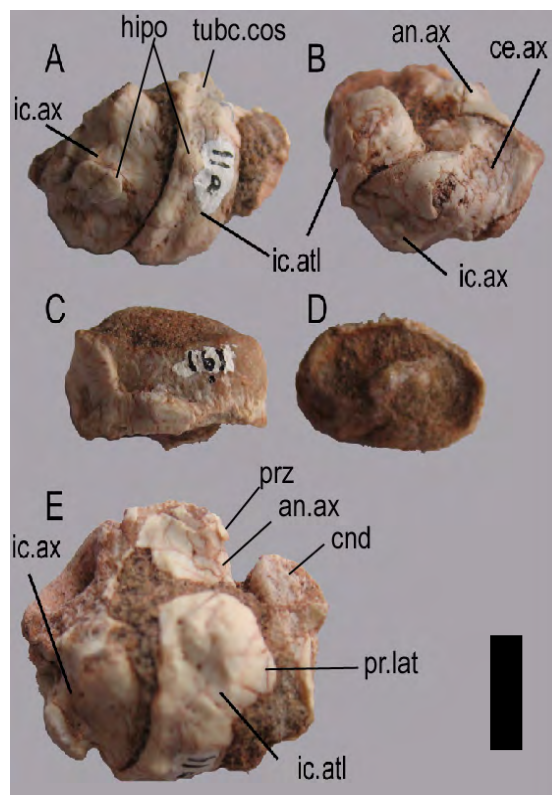


Figura 221. *K. avelasi*. MPCA 304. Complejo atlas-axis en vista ventral (A), lateral izquierda (B) y lateral derecha (E). C y D, intercentro del atlas aislado en vista ventral (C) y posterior (D). Escala: 5 mm.

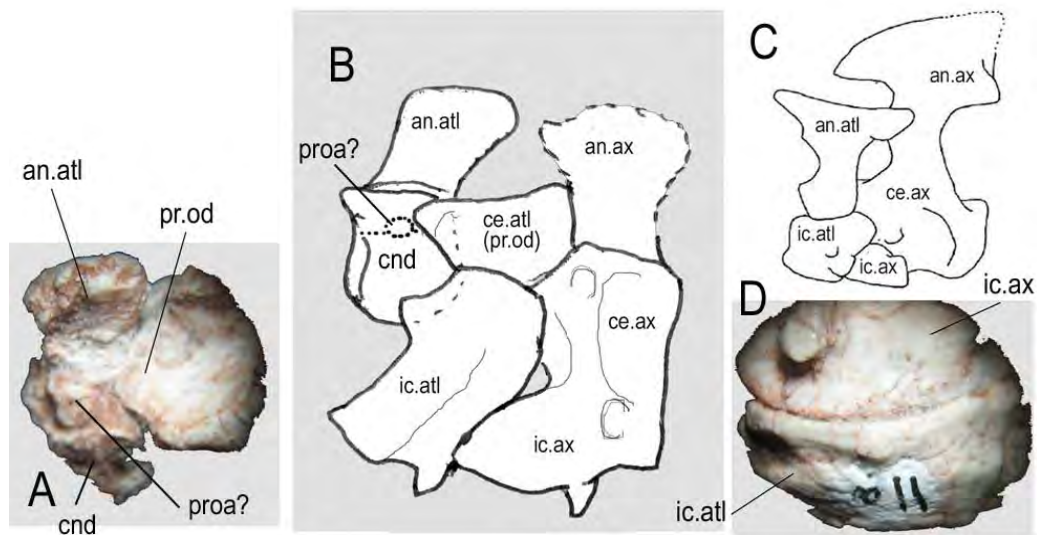


Figura 222. *K. avelasi*. MPCA 304. Complejo atlas-axis en vista dorsal (A) y detalle ventral (D). Esquema de acuerdo al material (B) y comparación con *Gephyrosaurus* (Evans, 1980).

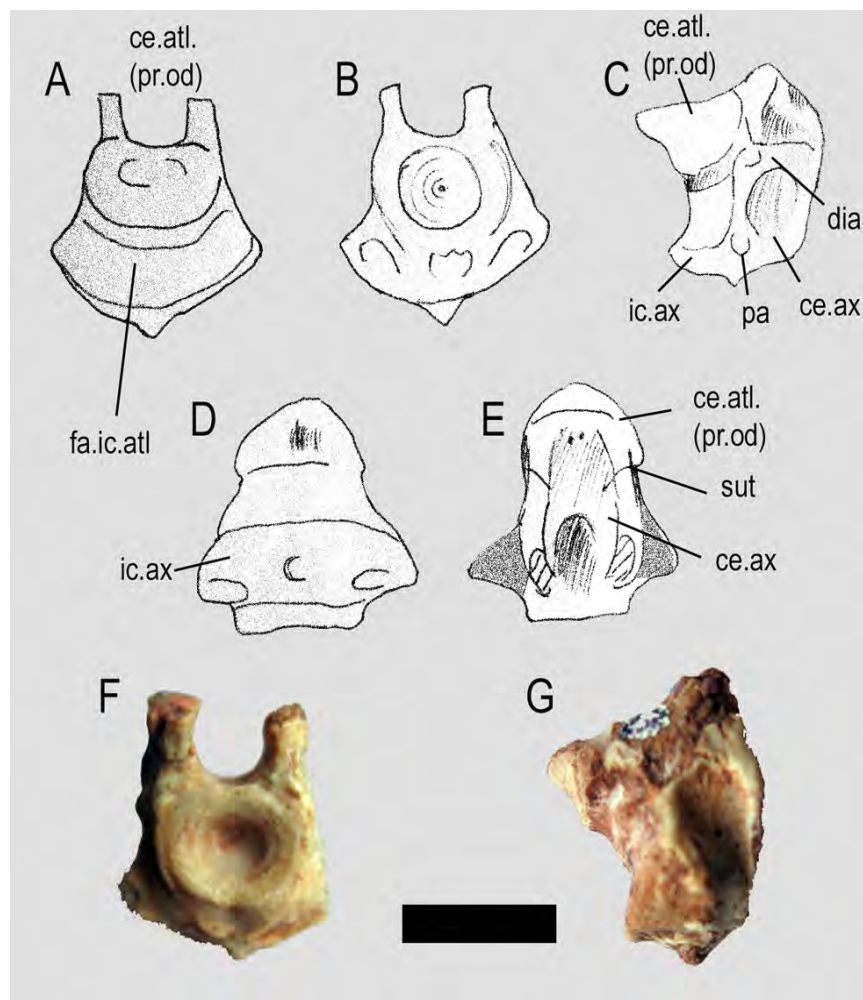


Figura 223. *K. avelasi*. Esquema del axis (A-E) basado en varios ejemplares, mostrando elementos constitutivos en vista anterior (A), posterior (B), lateral izquierda (C), ventral (D) y dorsal (E). F, MPCA 304 en vista posterior; G, MPCA 329 en vista lateral. Escala: 10 mm.

El arco neural del axis se ha preservado como fragmentos que se sitúan sobre el centro del axis y comparten una articulación triple a 120° con el proceso odontoides. El intercentro del axis es un elemento más robusto pero más angosto que el intercentro del atlas, con el que articula anteriormente a lo largo de una línea suavemente curva y

cerrada que en MPCA 304 se halla desplazada lateralmente dejando ver parte de la superficie articular y desalineando los hipocentros.

En vista ventral, el intercentro axial o hipapófisis presenta un fuerte hipocentro que porta a la vez dos pequeños tubérculos laterales. El intercentro muestra en el límite entre su cara ventral y las laterales sendas facetas de articulación.

**Cervicales Postaxiales:** Las vértebras cervicales poseen cuerpos cortos y espinas neurales altas y abultadas, aunque en la mayor parte de los especímenes las mismas carecen de epífisis. El centro, como en todas las vértebras es anficelico y notocordal, redondeado y cilíndrico en corte transversal, pero más amplio que en las dorsales. El canal notocordal es amplio en sus extremos pero restringido a un pequeño foramen en el centro de la vértebra. Incrementan su tamaño en sentido posterior en relación a un incremento de las zigapófisis que redundan en una extensión del arco neural por detrás del borde posterior del centrum.

Tanto el centro como el canal neural son mayores en las cervicales y en las sacras, reduciendo su tamaño en las primeras. No obstante, es mucho mas largo en las dorsales, donde el centro representa casi el doble de la longitud de las cervicales.

La espina neural es larga, extendiéndose a lo largo de la totalidad de la superficie dorsal del arco neural. El arco neural se halla completamente fusionado al centro dejando suturas muy poco marcadas, a pesar de que el cráneo evidencia que se trata de un espécimen joven. Las diapófisis y parapofisis se hallan fusionadas en sinapófisis cortas de posición oblicua en vista lateral, a excepción del axis y la primera cervical, en las que no se forman sinapófisis.

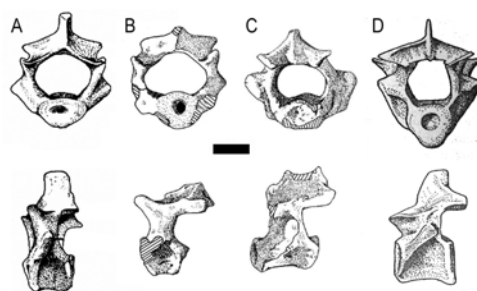


Figura 224. Vértebras cervicales de los esfenodontes *Planocephalosaurus* (A), *Gephyrosaurus* (B, anterior; C, posterior) y *Clevosaurus hudsoni* (D), en vistas anterior (A, B, arriba), posterior (C, D, arriba) y laterales (abajo, C invertida). A, modificado de Fraser y Walkden (1984); B y C, de Evans, 1981; D, de Fraser (1988). Escala: 1 mm (A-C) y 3 mm (D).

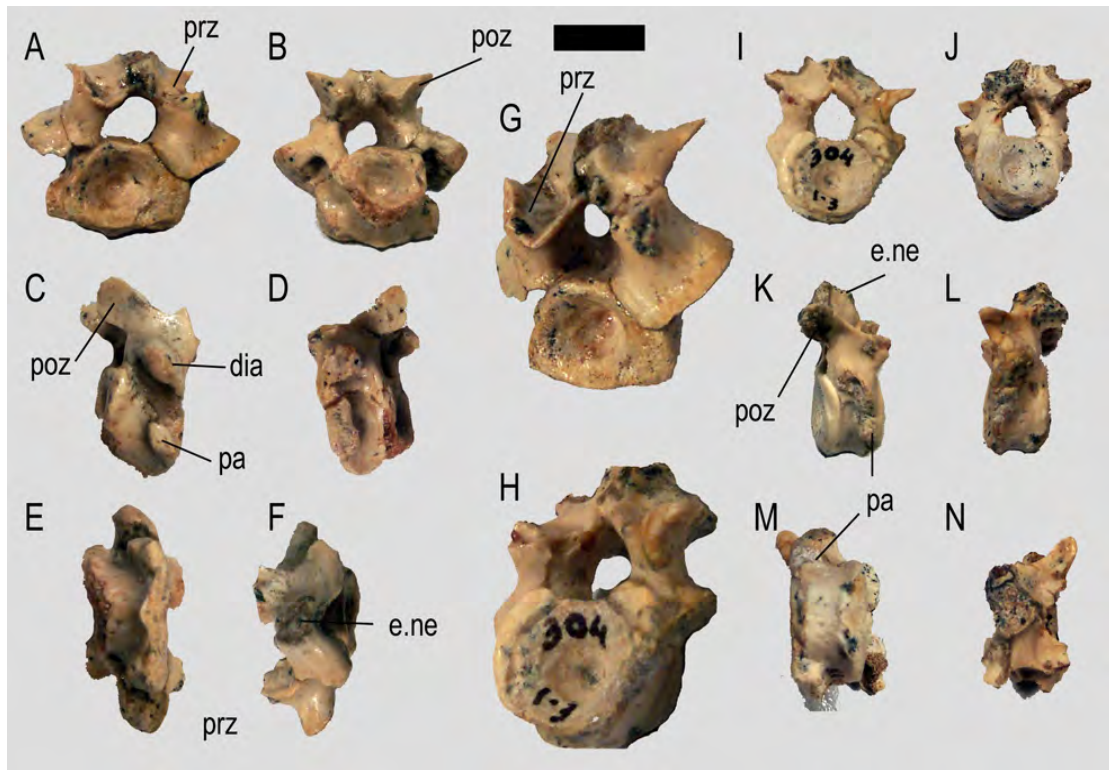


Figura 225. *K. avelasi*. MPCA 304. Vértebrae cervicales. A-G, cervical anterior en vista anterior (A), posterior (B), lateral derecha (C), lateral izquierda (D), ventral (E), dorsal (F) y antero-latero-dorsal (G). H-N, cervical media en vista anterolateral (H), anterior (I), posterior (J), lateral derecha (K), lateral izquierda (L), ventral (M) y dorsal (N). G y H están fuera de escala con respecto a las demás. Escala: 10 mm.

**Vertebras Dorsales:** Los centros son pequeños y largos. A lo largo de las vértebras dorsales los cuerpos se alargan hasta duplicar el de algunas cervicales. Las espinas neurales son bajas y acompañan el arco neural. El canal notocordal es reducido. Las sinapófisis son largas y oblicuas en vista lateral.

Las zigapófisis son grandes, mostrando las prezigapófisis un incremento en tamaño y una extensión por detrás del borde posterior del centro y una mayor inclinación que aquella de las cervicales y las sacras.

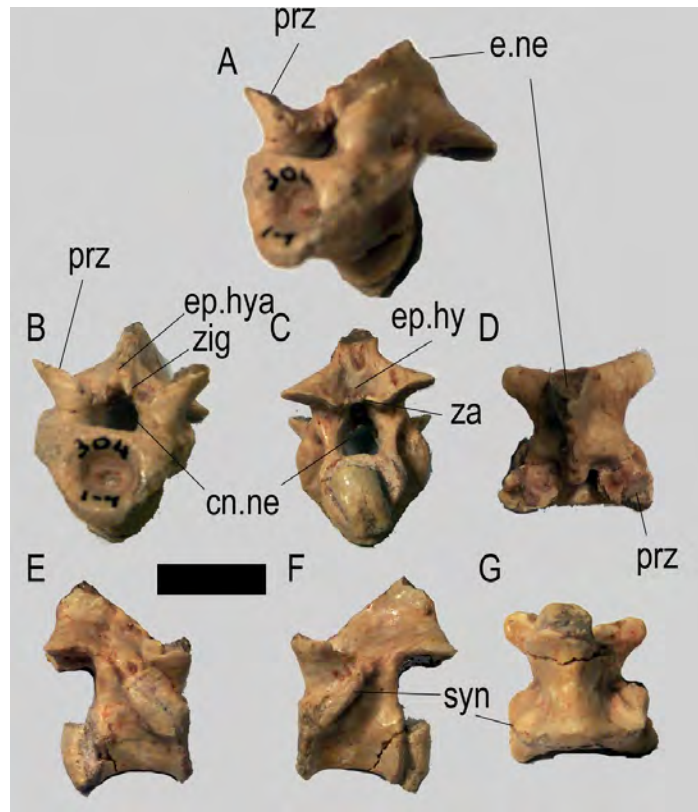


Figura 226. *K. avelasi*. MPCA 304. Vértabras dorsales en vista anterolateral (A), anterior (B), posterior (C), dorsal (D), lateral derecha (E), lateral izquierda (F) y ventral (G). Escala: 10 mm.

Algunas de las prezigapófisis muestran en sus facetas continuidad entre el borde medial de las mismas que se curva dorsalmente alcanzando el zigósforo y mostrando en su extremo el epihipantro. Las facetas de las postzigapófisis muestran algo semejante formando en su unión el piso del ziganthro.

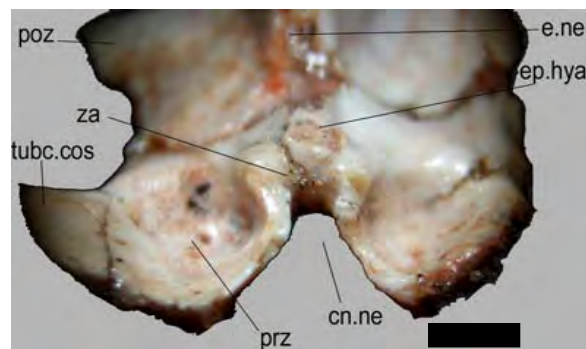


Figura 227. *K. avelasi*. Detalle del dorso de un arco neural dorsal. Escala: 1 mm.



Dorsalmente, las postzigapófisis se extienden sobre la base de la espina neural y llegan anteriormente hasta muy cerca del nivel del proceso transversal.

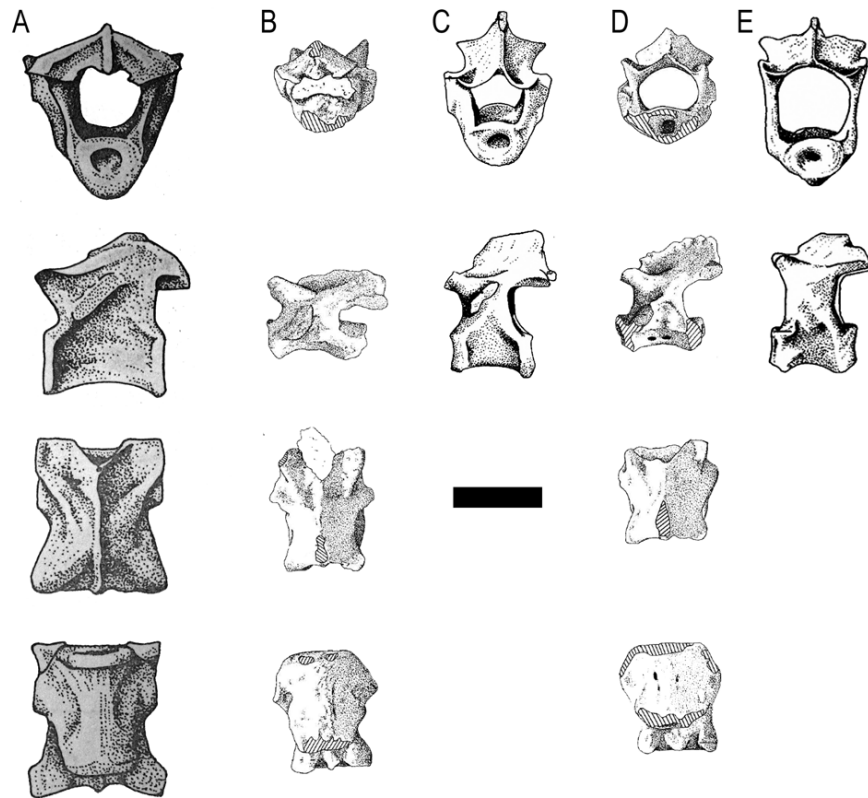


Figura 228. Vértabras dorsales de los esfenodontes *Clevosaurus hudsoni* (A), *Planocephalosaurus* (C, E) y *Gephyrosaurus* (B, D), en vistas anterior (C, D, E, arriba), posterior (A, B, arriba), laterales (segunda fila), dorsales (tercera fila) y ventrales (cuarta fila). A, modificado de Fraser (1988); B y D, de Evans, 1981; C y E, de Fraser y Walkden (1984). Escala: 3 mm.

**Vertebras Sacras:** Las vértebras sacras, en número de dos, son robustas y bajas, incluyendo la espina neural. El centro es anficélico y de pequeño tamaño y presenta sus costillas sacras completamente fusionadas.

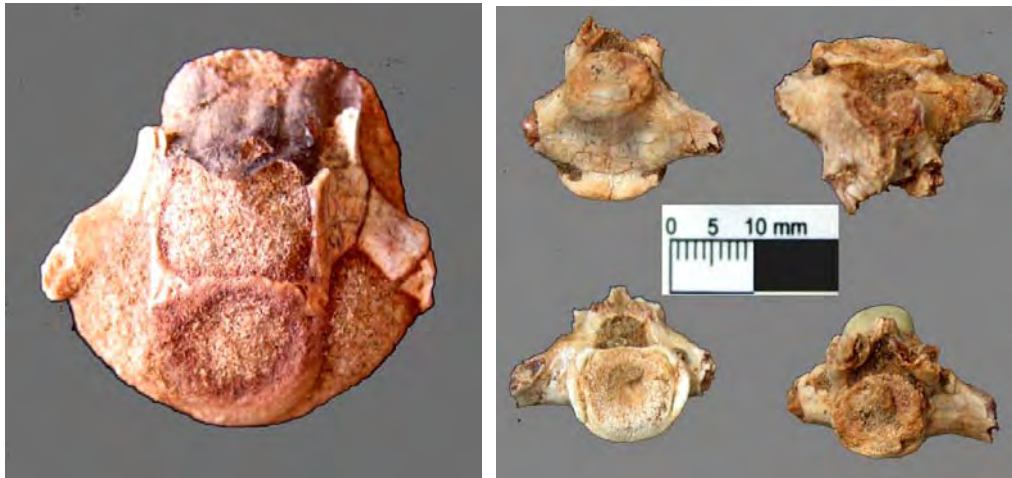


Figura 229. *K. avelasi*. Vértabras sacras aisladas de adulto (izquierda, sin escala) en vista anterior y de juvenil (derecha) en vista ventral (arriba, izquierda), dorsal (arriba, derecha), posterior (abajo, izquierda) y anterior (abajo, derecha). Nótese el ensanchamiento del canal neural correspondiente al sacro en la vértebra mayor.

La segunda sacra presenta en su costilla una bifurcación distal que representa un proceso posterior bien desarrollado, como el presente en *Planocephalosaurus* (Fraser y Walkden, 1984), *saurosaurios* (Reynoso, 2000) y *Kallimodon* (Cocude Michell, 1963). No obstante, la mala preservación de esa zona no garantiza la identidad del proceso posterior.

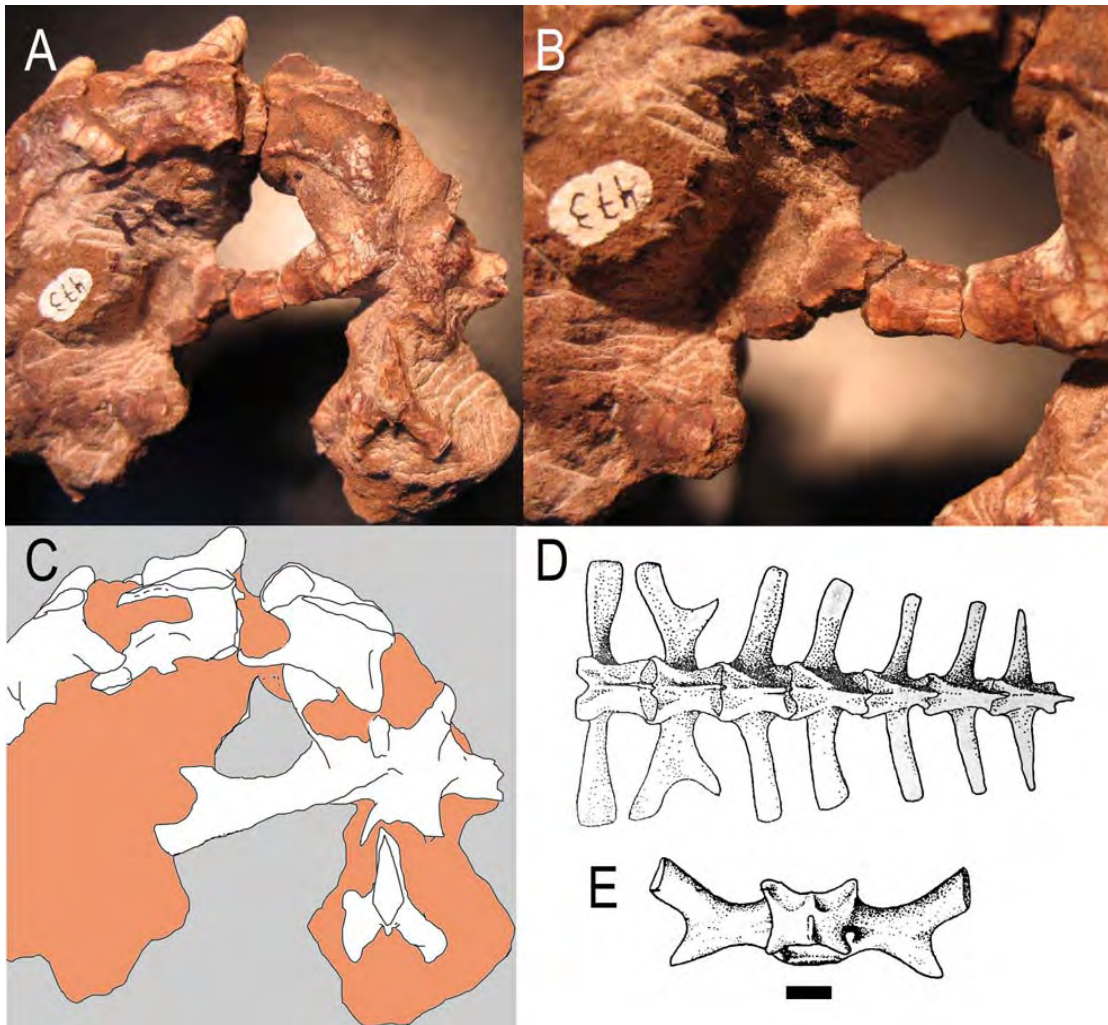


Figura 230. *K. avelasi*. Vértabras sacras articuladas en vista dorsal (A), con una aproximación (B) y una interpretación (C). Para fines comparativos, se ilustra la región sacra en vista dorsal de *C. hudsoni* (D) y una vértebra sacra de *Planocephalosaurus*. D tomado de Fraser (1988) y E de Fraser y Walkden (1984). Escala: 10 mm (A, C); 3mm (D) y 1 mm (E).

**Vertebras Caudales:** Las caudales anteriores presentan centros pequeños y espinas neurales altas. Sólo se han preservado elementos aislados por lo que se desconoce el tamaño proporcional de la cola en *K. avelasi*. Los procesos transversos se ubican a los costados del centro y se hacen más cortos y delgados en sentido posterior.



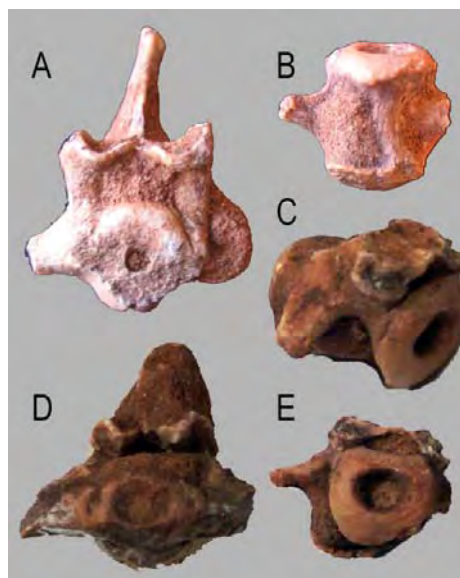


Figura 231. *K. avelasi*. Vértabras caudales anteriores a medias. N° de campo 740a en vista anterior (A); MPC xxx en vista posterodorsal (C) y posterior (E); N° de campo 740b en vista posterior (A). Escala: 10 mm.

Septos autotómicos se encuentran en casi todos los esfenodontes, excepto *Homoeosaurus* (Cocude Michel, 1963). Las caudales de *Sphenodon* presentan septos autotómicos en las primeras vértebras. Reynoso ha reportado uno en la vértebra 11 de *Cynosphenodon huizachalensis* visible como una fina sutura, aunque la 12ª vértebra de dicho taxon no lo presenta. En *K. avelasi* no se han observado septos autotómicos.



Figura 232. *K. avelasi*. Vértebra caudal anterior. N° de campo 740c en vista dorsal (izquierda) y anterior (derecha). Nótese las prezigapófisis horizontales y suavemente curvadas.

En las caudales distales, el cuerpo se hace más pequeño y comprimido. Las facetas para los intercentros hemales son conspicuas en la parte anteroventral del cuerpo vertebral coincidiendo con el inicio de las dos fuertes crestas ventrales que recorren el centrum. Entre ellas, se desarrolla un notorio surco ventral.

El proceso transverso surge del borde dorsal de la vértebra, cercano a la base de la espina neural. Una postzigapófisis se ha preservado adecuadamente y se encuentra bien desarrollada para hallarse de una vértebra distal.

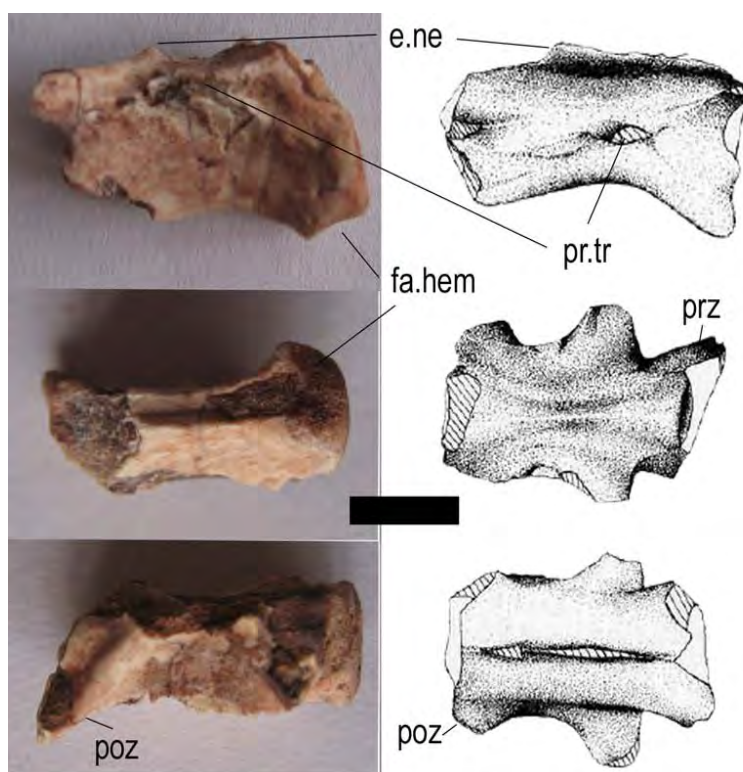


Figura 233. *K. avelasi* (izquierda) y *Cynosphenodon huizachalensis* (derecha). Vértebra caudal distal en vista lateral (arriba), ventral (centro) y dorsal (abajo).

**Costillas:** Numerosas costillas se ha recuperado como material aislado asociadas a MPCA 304 y 305. Todas ellas son holocéfalas o unicípitas.

Las costillas cervicales son cortas y robustas y van creciendo en longitud posteriormente. Las torácicas son de gran tamaño y de extremos planos. Las torácicas posteriores son más pequeñas y delgadas y de extremos redondeados.

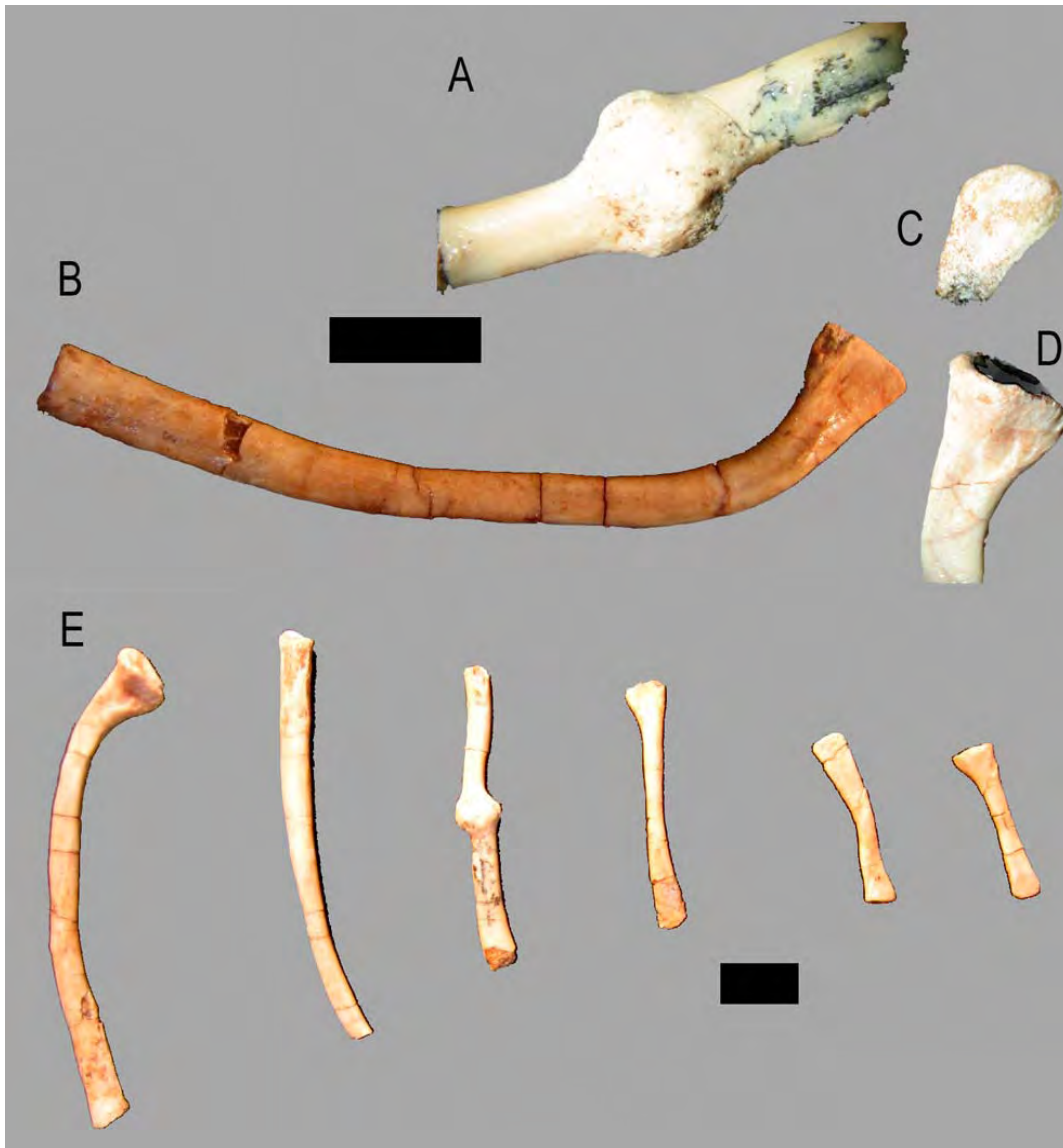


Figura 234. *K. avelasi*. Costillas. A, Ejemplar patológico con una quebradura soldada en vida. B, C y D, costilla dorsal y detalles de la cabeza. E, costilla dorsal (izquierda) y cervicales (derecha). Escala: 10 mm.

Aunque es esperable el hallazgo de gastralia, no se ha podido evaluar adecuadamente ya que existe en el material un suave grado de desarticulación que no permite preservarlas.



Figura 235. *K. avelasi*. Costilla dorsal en vista posterior. Escala: 10 mm.

**Esternón:** Con excepción de los Dinosauria, donde se da la osificación secundaria de placas esternales, el esternón es una de las regiones menos conocidas del registro fósil (Romer, 1956) por su estado comunmente cartilaginoso.

El esternón de los lepidosauromorfos o, según Romer (1956, fig.141), la condición ancestral del esternón de los diápsidos, es retenida por los Crocodylia, en los cuales el mismo está formado por una amplia placa anterior entre los coracoides, ciñéndose hacia atrás en forma de una franja que porta cuatro o cinco costillas. Posteriormente se bifurca dando origen al xifiesternón, cada una de cuyas ramas porta más de cinco costillas.

En los lepidosaurios, muchos de los elementos esqueléticos que normalmente osifican o permanecen cartilaginosos en diápsidos, tienden a una fuerte calcificación antes de alcanzar su tamaño máximo (Gauthier *et al.*, 1988). Entre estas estructuras se hallan las epífisis, anillos traqueales, aparato hioideo, epicoracoides, supraescápula, hipoisquion, sesamoideos (con un “timing” de calcificación particular), esternón y costillas esternales, xifiesternon, costillas adicionales y restos de los cartílagos interorbitales. Dichos elementos de cartílago calcificado tienen bajas posibilidades de fosilización y su preservación es una rareza.

Gauthier *et al.* (1988, p.28) destacan el hecho de que la calcificación esternal aparece tarde en la ontogenia de los lepidosaurios, por lo cual no suele preservarse en subadultos. Este punto es importante, ya que el único ejemplar de *Kaikiaifilusaurus* donde se observa con claridad constituye un ejemplar joven (EO  $\beta$ ). Sin embargo, es destacable en este contexto que la preservación esternal es sólo parcial y fragmentaria.

Según observación de Gauthier *et al.* (1988, p.28), la calcificación esternal ocurre en lepidosaurios vivos en estadios más tempranos de lo que se observa en arcosaurios, lo cual coincide con lo observado en placas esternales no fusionadas de younginiformes, carácter utilizado como signo de inmadurez (Carroll, 1977).

En *Sphenodon*, como en todos los lepidosaurios, las placas esternales se fusionan prenatalmente (Howes y Swinnerton, 1901). De los elementos esternales presentes en lepidosaurios, destacan el preesternon y epiesternón (p/ej., Teiidae en Krause, 1990), mesoesternón y xifiesternón. El último elemento experimenta una fuerte tendencia a desaparecer en los lepidosaurios (Gauthier *et al.*, 1988, p. 39), portando en escamados unas dos costillas y considerándose ausente en *Sphenodon* (Günther, 1867).

La identificación en *Kaikaifilusaurus* de un elemento impar de posición medial que se amplía ventralmente como xifiesternon, resulta notoria y tal vez represente un error de observación. La preparación de mejores especímenes contribuirá sustancialmente a este punto.

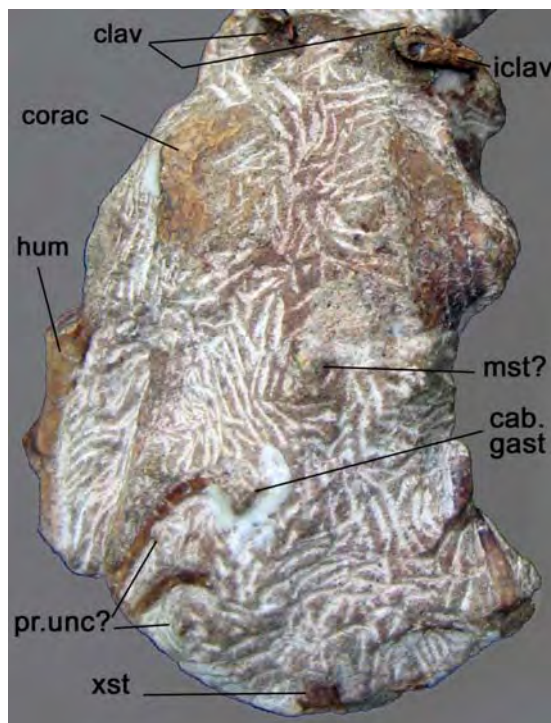


Figura 236. *K. avelasi*. MPCA 315. Especimen articulado en vista ventral.

**Esqueleto Apendicular:** Los elementos apendiculares, tanto cinturas como miembros se hallan muy bien desarrollados y sus estructuras son fuertes y visibles, lo que demuestra una construcción sólida para *K. avelasi*.

**Cintura Pectoral:** La cintura pectoral de los esfenodóntidos está compuesta por la interclavícula, clavículas y el escapulocoracoides. Como en otros saurópsidos, el último

osifica a partir del pro-coracoides y el escapular. La posición lateralizada de la región glenoidea indica una posición equivalente para los brazos, algo girada anteriormente.

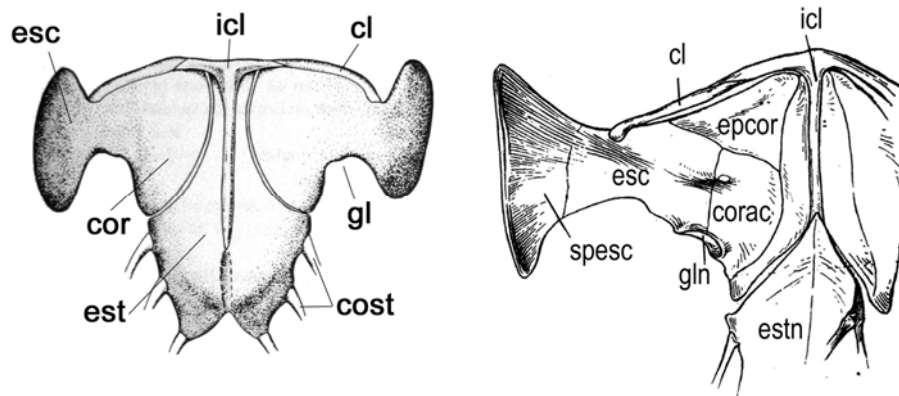


Figura 237. Cintura pectoral de *Sphenodon punctatus* mostrando las relaciones entre los distintos elementos y sus componentes esternales. Modificado de Gauthier *et al.*, 1988 (izquierda) y de Daugherty, 1918 (derecha).

**Interclavícula:** Se trata de un hueso impar en forma de V que se ubica por debajo y en relación a los escápulocoracoides, sosteniendo las clavículas y proveyendo puntos de inserción para la musculatura pectoral. Como elemento plesiomórfico, se da en reptiles de cintura pectoral bien desarrollada, tal como esfenodóntidos, lacértidos, cocodrilos y quelonios (Romer, 1956).

Si bien las interclavículas pueden variar mucho en forma en los lepidosauromorfos, la de *Gephyrosaurus* posee una forma general de T con un sobrecrecimiento apical que la acerca a un romboide, tal como ocurre en *Sphenodon*. Por el contrario, en *Kaikaiifilusaurus*, *Ankylosphenodon* (Reynoso, 2000), en un esfenodóntido indeterminado de Italia (Renesto, 1995) y, en menor grado, en *Planocephalosaurus* (Fraser y Walkden, 1984) las regiones apicales son cóncavas, tal como ocurre también (aunque con una diferencia muy marcada en la forma general) en *Protorosaurus* (Wild, 1973), *Prolacerta* (Gow, 1975) y *Tanystropheus* (Wild, 1973).



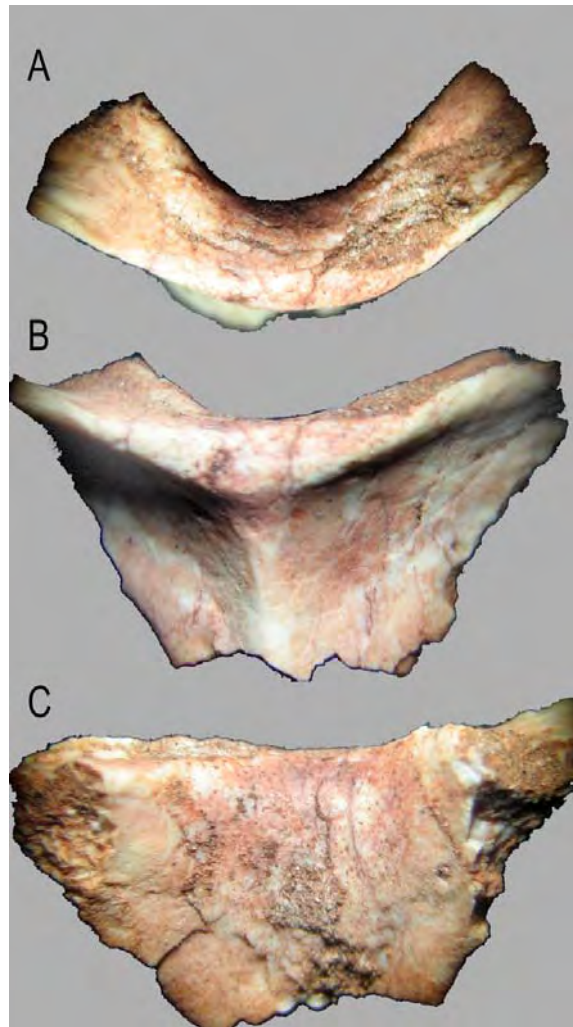


Figura 238. *K. avelasi*. Interclavícula en vista anterior (A), ventral (B) y dorsal (C). Sin escala.

Las ramas laterales de la interclavícula se encuentran bien desarrolladas, tanto como en *Sphenodon*, siendo aproximadamente del mismo tamaño que la longitud total estimada anteroposterior del hueso. Tal como en *Sphenodon* y *Saurosternon*, ambas ramas describen una curvatura dorsal. El proceso posterior no se ha preservado.

La interclavícula de *Kaikaifilusaurus* posee tres regiones cóncavas principales en vista ventral: la faceta precoracoidea (o proesternal), donde se aloja el cartílago del mismo nombre y ambas facetas coracoideas, donde se alojan los crecimientos cartilaginosos asociados a los coracoides. Separándolos, se halla una muy bien desarrollada cresta, la cresta interclavicular en Y. Hacia los extremos anteriores de ambas ramas de la Y, se asocia a las facetas claviculares.

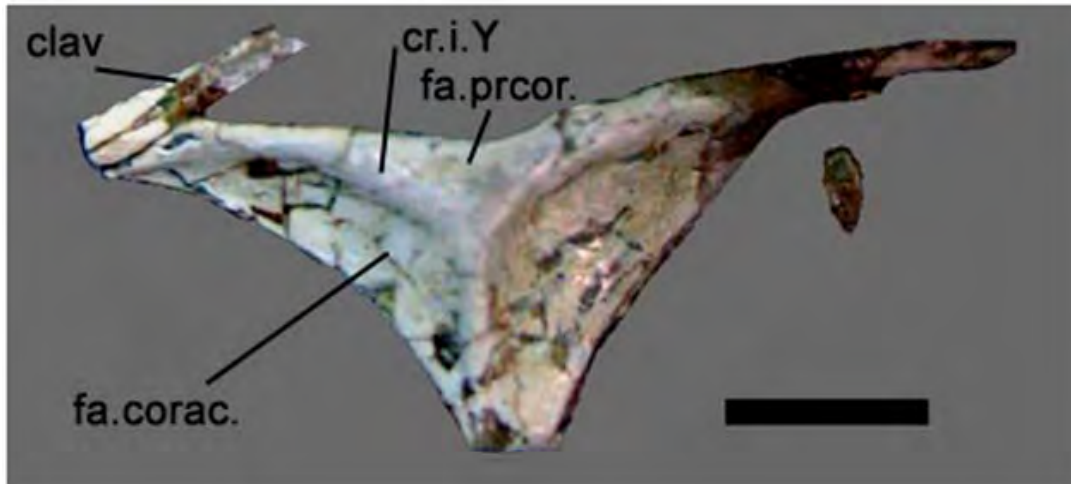


Figura 239. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Interclavícula en vista ventral con fragmentos de las clavículas articuladas a cada lado. Escala: 10 mm.

**Clavícula:** Se trata de un hueso completamente dérmico, par, en forma de barra que se desarrolla contactando parte del acromion de la escápula (proceso acromial) con la interclavícula. En *Sphenodon* son elementos relativamente gráciles, pero en *Kaikaifilusaurus* son barras óseas relativamente gruesas, aproximadamente del grosor de la diáfisis del radio o del doble de una costilla. Se hallan intimamente ligadas a los extremos laterales de la interclavícula, que porta facetas para ellas. Esta evidencia se ha preservado en MPCA 315 y en el mismo ejemplar que porta la interclavícula, a la que se hallan asociadas.



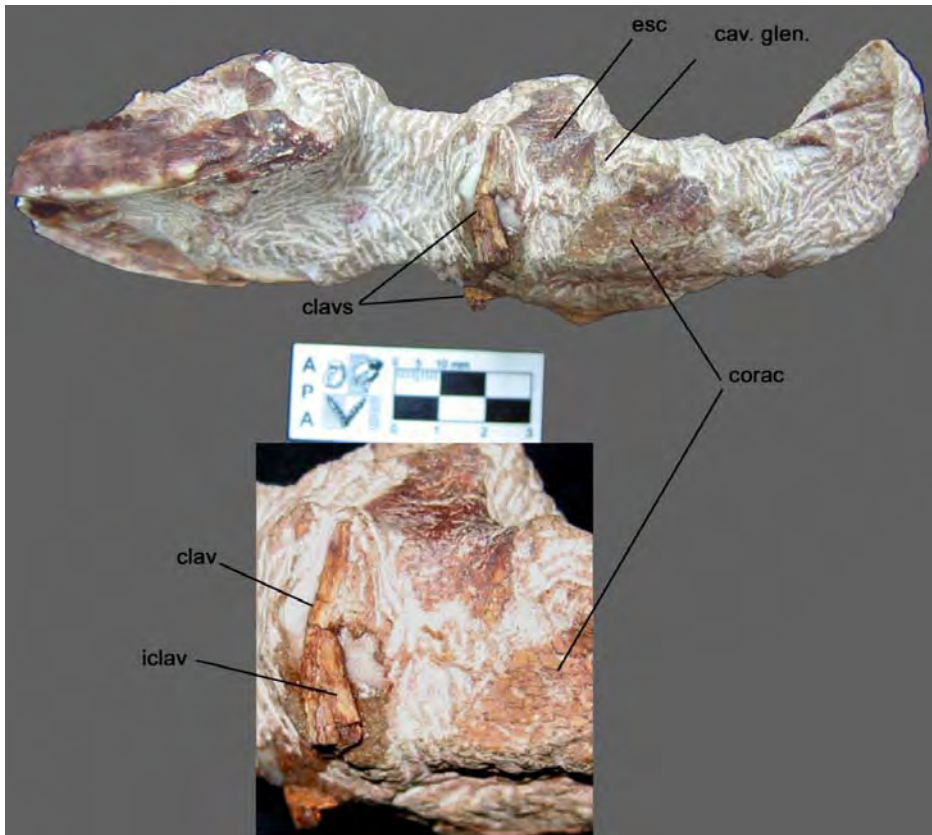


Figura 240. *Kaikaifilusaurus avelasi*. MPCA 315. Ejemplar exhibiendo las clavículas y parte de la interclavícula.

**Escápula:** La escápula y el coracoides de *K. avelasi* se diferencian claramente en el material colectado. Dado que el material se ha preservado en numerosos casos en forma periglenoidea y rara vez como dos huesos separados, es posible inferir que la unión glenoidea entre escápula y coracoides era muy sólida, tal como puede apreciarse en vista dorsal o ventral.

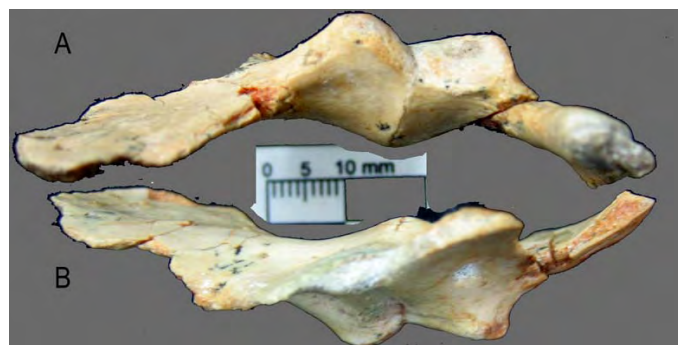


Figura 241. *K. avelasi* en vista ventral (A) y dorsal (B).

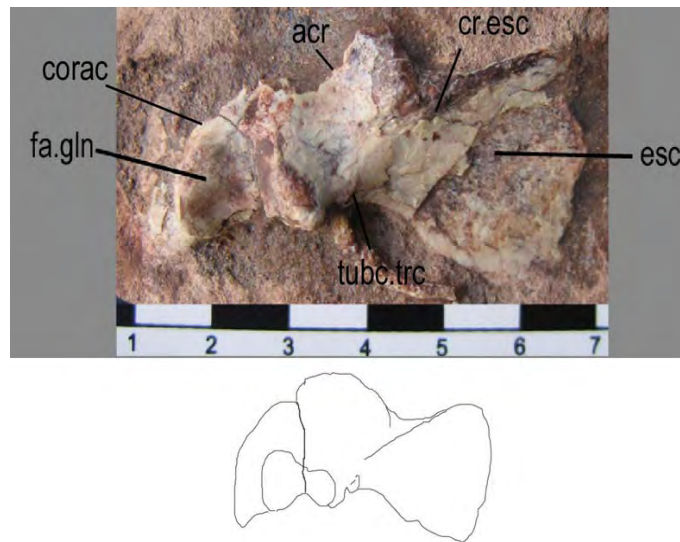


Figura 242. *K. avelasi*. Escápula y coracoides izquierdo aislado. Abajo, esquema interpretativo.

La escápula es corta en relación al coracoides, que es casi de la misma longitud. Por encima de la región glenoidea, la escápula se expande formando el acromion. Dado que el límite entre escápula y coracoides es deprimido, puede considerarse que la región acromial se expande formando una amplia hoja semicircular.

En vista lateral, un tubérculo fue descrito por Evans (1981) y Fraser y Walkden (1984) para la superficie lateral de la escápula, por encima de la región glenoidea, donde se insertaría el tendón proximal del triceps. El mismo, aunque no tan notorio, se halla presente en *K. avelasi*.

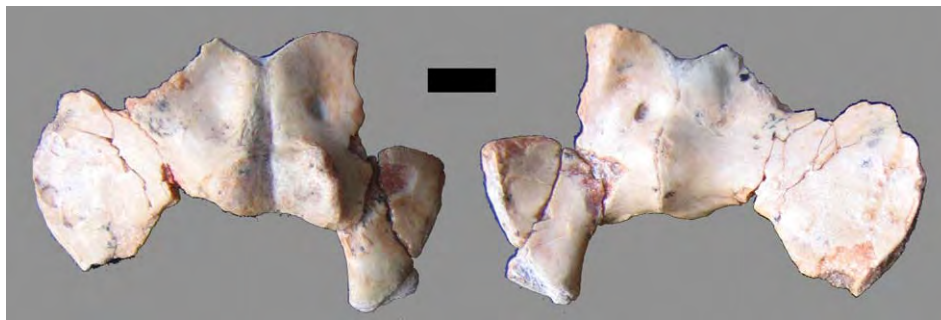


Figura 243. *K. avelasi*. MPCA 304. Escápula derecha en vista lateral (izquierda) y medial (derecha).

**Coracoides:** El coracoides es redondeado y presenta un proceso en gancho en su parte anterior. El foramen coracoideo, para transmisión de una rama de los nervios espinales VI y VII hacia el músculo supracoracoideo y la piel sobre él (Evans, 1981), es oval y se halla ubicado a mitad de distancia entre la faceta glenoidea y el límite más cercano con la escápula.

Sobre el coracoides, la faceta glenoidea es un 50 % más expandida que en la escápula, desarrollándose como un lóbulo anterodorsal.

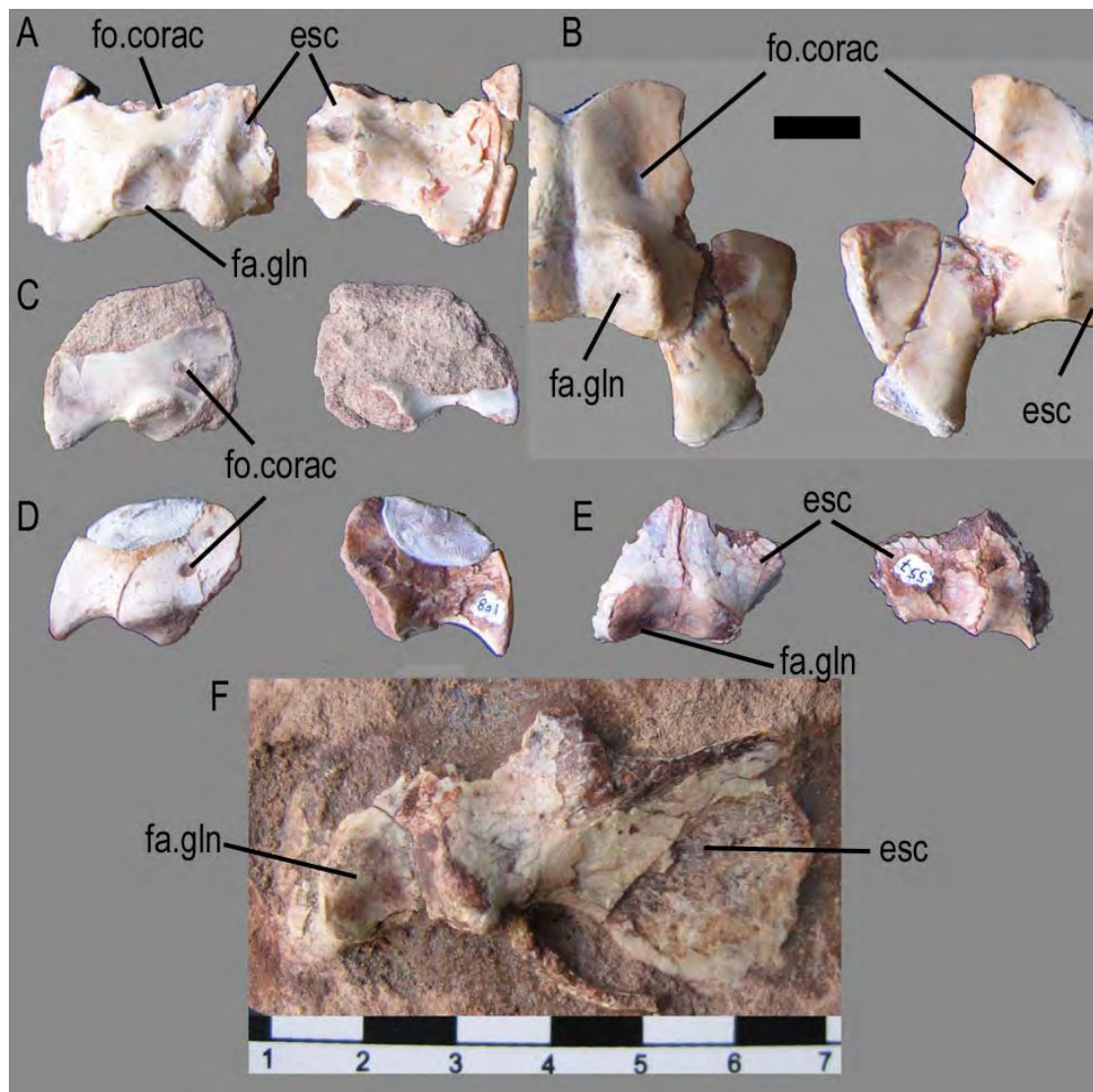


Figura 244. *K. avelasi*. Coracoides izquierdos (A, C, D, E, F) y derechos (B) de distintos especímenes. En todos los casos, la indicación de faceta glenoidea señala la coracoidal. La escala en B es de 10 mm.



## MIEMBRO ANTERIOR

El miembro anterior es, en muchos lepidosaurios, de menor importancia que el posterior. De hecho, en la mayor parte de los lepidosaurios que se hacen ápodos, es el primer miembro en desaparecer, con la única excepción del anfisbenio basal *Bipes* (Kearney, 2003).

En esfenodontes, el miembro anterior mantiene las proporciones que son comunes a la mayor parte de los lagartos. Sin embargo, *K. avelasi* presenta aquí una particularidad, un miembro anterior muy bien desarrollado, tan importante como el posterior.

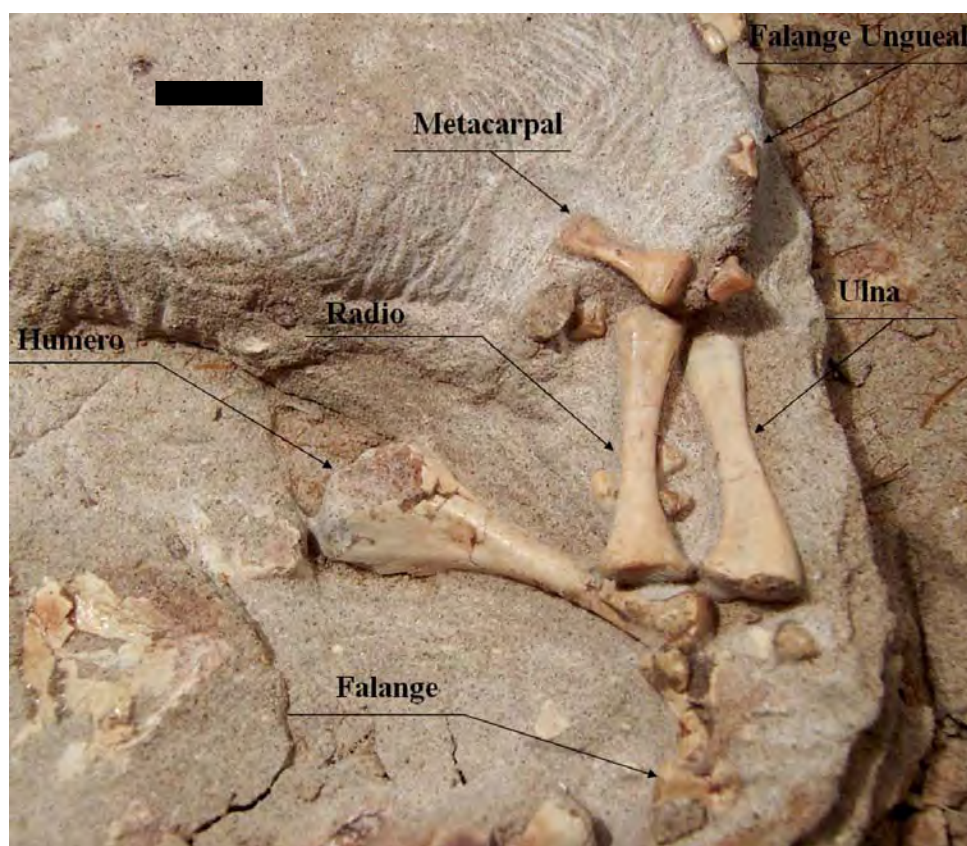


Figura 245. *Kaikaifilusaurus avelasi* (PSPH4). Miembro anterior. Escala: 10 mm.

El miembro anterior de *Kaikaifilusaurus* es muy robusto, y el húmero destaca como el hueso más largo del cuerpo.

Es notable que si bien estas proporciones no destacan del mismo modo en *Sphenodon*, éste es el único lepidosaurio cuya organización de vías nerviosas del miembro anterior representa un estadio importante en la evolución de los tetrápodos, a

diferencia de los escamados. De hecho en *Sphenodon*, el nervio radial está muy bien desarrollado y posee la mayor parte de las fibras para los músculos dorsales del brazo, mientras que el canal flexor se separa en dos ramas voluminosas (Renous, 1975).

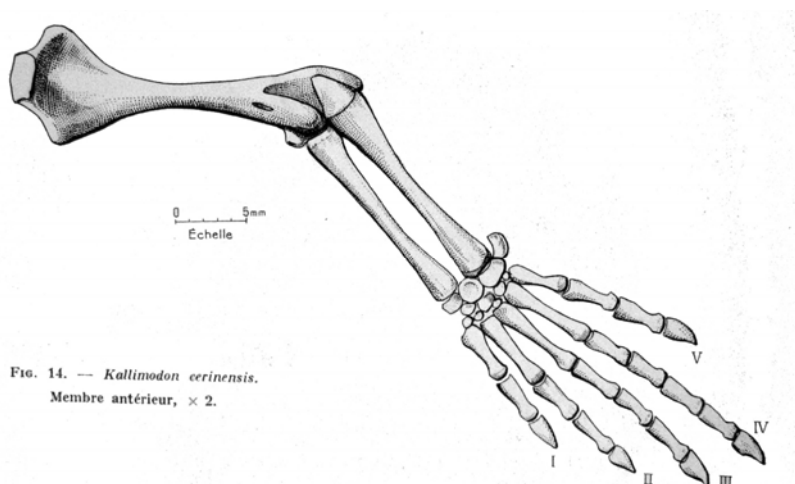


Figura 246. Brazo de *Kallimodon cerinensis*, tomado de Cocude-Michel, 1963.

**Húmero:** El esqueleto postcraneano de *Kaikaifilusaurus* (MPCA 303) es notablemente robusto, y el húmero es mucho mayor (con respecto al femur), que en otros esfenodontes.

El húmero es un hueso notablemente robusto, en forma de moño, más semejante al de prosaurópodos como *Euskelosaurus* (Cooper, 1984) que al de otros esfenodontes o aún lepidosaurios, a excepción del húmero de *Eilenodon* cf. *robustus* (LACM 115735) aquí descrito y cuya morfología es muy semejante.

Esta peculiaridad morfológica tiene su correlato tafonómico y preservacional, ya que, en lugar de actuar como un clasto cilíndrico, propio de huesos largos, se fractura y decompone en dos subunidades semicirculares que actúan independientemente, siendo comunmente hallados por mitades; lo que ocurre tanto en *Kaikaifilusaurus* como en *Eilenodon*.

Las epífisis de *Kaikaifilusaurus* se hallan muy expandidas lateromedialmente y giradas entre sí en un ángulo de unos 40°, difiriendo notablemente de los 90° citados por Fraser y Walkden (1984) para *Planocephalosaurus* y por Evans (1981) para *Gephyrosaurus*.

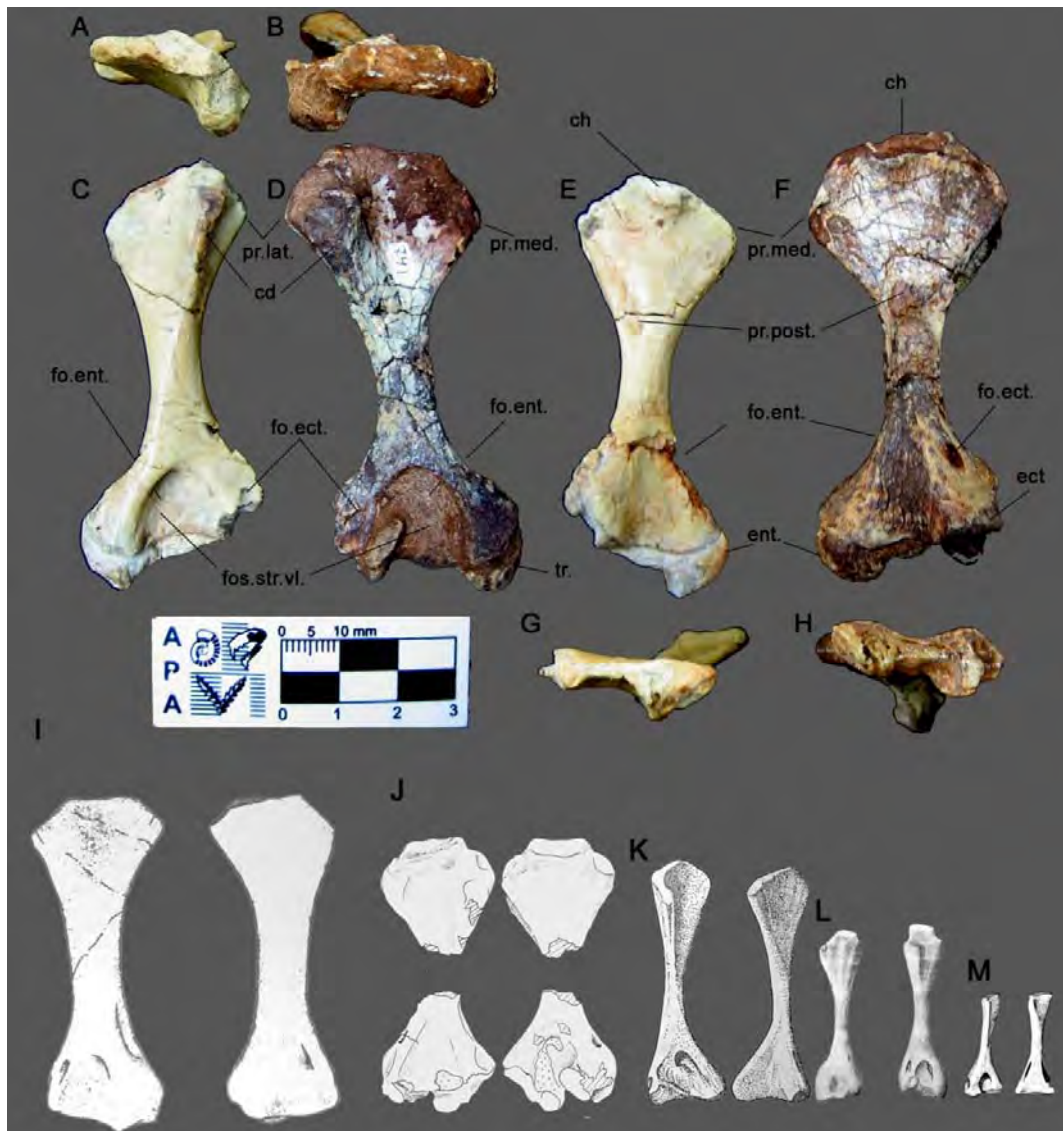


Figura 247. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Húmeros en vista proximal (A, B), anterior (C, D) y posterior (E, F), distal (G, H). Abajo, para comparación morfológica y a escala, se muestran los húmeros de *Ankylosphenodon* (I), *Eilenodon cf. robustus* (J), *Clevosaurus hudsoni* (K), *Sapheosaurus thiollierei* (L) y *Planocephalosaurus* (M).

La epífisis proximal presenta marcados procesos, en especial el medial y el lateral. Este último se desarrolla en la cara posterior, en forma paralela a la cresta deltopectoral, de modo que se aproxima, sin alcanzarlo, al proceso posterior.

En esta región proximal, la cara posterior del hueso se halla excavada por cuatro fosas de desarrollo próximo-distal limitadas por las mencionadas cresta deltopectoral, cresta posterolateral y dos mas, innominadas y paralelas a las primeras. En la cara anterior, el húmero presenta una muy bien desarrollada cresta deltopectoral para la

inserción de la musculatura deltoidea. La cresta es semejante en su desarrollo a la de *Eilenodon cf. robustus*, aunque la de este último se aleja más aún de la diáfisis. Entre la citada cresta y el proceso medial, se desarrolla una amplia cuenca sin marcas distintivas.

La diáfisis, a diferencia de otros esfenodontes (e.g., Fraser y Walkden, 1984; Fraser, 1988) se halla reducida a favor de las epífisis, y es de contorno cilíndrico. En vista anterior está cruzada por una suave cresta que se origina en la cresta deltopectoral y discurre en sentido mediodistal hasta limitar por delante el orificio medial del forámen entepicondilar. Dos fuertes rebordes más delimitan claramente los lados anterior y posterior, iniciándose respectivamente en los procesos laterales y medial de la región proximal.

La región epifisaria distal es compleja. En vista anterior se amplía en forma tan abrupta como ocurría con la región proximal, y presenta una amplia y bien delimitada cuenca, la fosa supratroclear ventral. En su margen supramedial, ésta fosa está perforada por el forámen entepicondilar, que permitía en vida el paso de nervios y vasos sanguíneos hacia la musculatura flexora (Evans, 1981).

Este forámen entepicondilar discurre a través de la región del entepicóndilo sobre la tróclea, internándose en la fosa supratroclear ventral y perforando el hueso en dirección supramedial para salir a través de un forámen ubicado en la zona límite entre las caras anterior y posterior (o dorsal y ventral, según Reynoso, 2000). Es decir, la perforación se da entre la parte ventral y el margen dorsal del húmero.

Del margen lateral, fuera pero en las adyacencias del límite de la fosa supratroclear, se halla la apertura anterior del foramen o surco ectepicondilar, la más distal de las aperturas importantes del húmero, casi sobre los límites del *capitellum*. En los lepidosaurios, el surco ectepicondilar se presenta como foramen que se forma en estadios embrionarios (Howes y Swinnerton, 1901) por el paso del nervio *radialis* que inerva los tejidos periradiales (Evans, 1981) y que, tal como en *Ankylosphenodon* (Reynoso, 2000), se halla en *Kaikaifilusaurus* completamente cerrado, mientras que en *Clevosaurus hudsoni* (Fraser, 1988) permanece parcialmente abierto como un surco.

Los húmeros de los eilenodontinos *Kaikaifilusaurus* y *Eilenodon* se encuentran entre los más grandes de los esfenodontes terrestres, siendo el de *Kaikaifilusaurus* de 77 mm (aunque a juzgar por un fragmento distal hallado, habría llegado con holgura a los 100 mm) y el de *Eilenodon* de 41 mm. Para una comparación con otros esfenodontes conocidos, véase el cuadro más abajo.

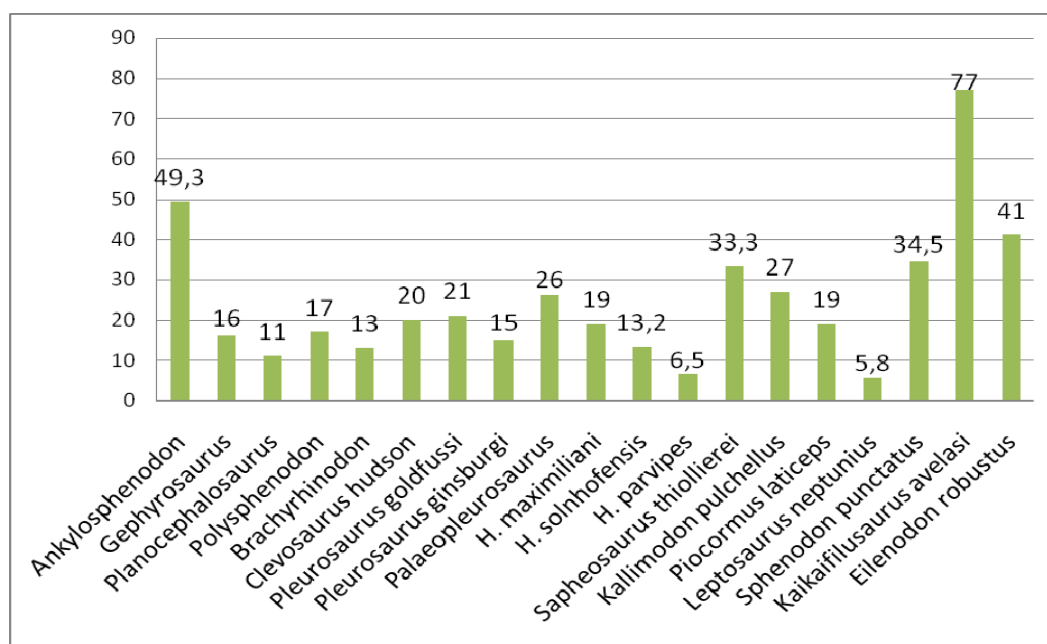


Gráfico 3. Gráfico representando las medidas de longitud de los húmeros de varios esfenodontes. (Medidas tomadas de Reynoso, 2000 y otros).

**Ulna:** Como en todos los lepidosaurios, los esfenodontes presentan centros de osificación secundaria en extremos de huesos largos e inserciones musculares. En *Kallimodon*, éstos se manifiestan en la epífisis olecraneana de la ulna, separada de la diáfisis por una fina línea (Cocude Michel, 1963; Gauthier *et al.*, 1988). En *K. avelasi* no se ha preservado dicho detalle.

La ulna de *K. avelasi* es robusta en relación a formas basales (e.g., *Gephyrosaurus*, *Clevosaurus*). En sección la diáfisis es subcircular pero se torna triangular hacia el extremo proximal y ovalada hacia el distal. Presenta una cabeza expandida que culmina en una cabeza chata que en vida portaba una epífisis provista de su respectivo olécranon. Sólo en uno de los especímenes se ha preservado el olécranon, cuya forma es semejante a la de *Tupinambis sp.*, es decir, robusta y amplia, con una superficie de articulación suavemente curva que se desplaza sobre la troclea del extremo distal del húmero.





Figura 248. *K. avelasi*. MPCA 308. Ulna izquierda proveniente de espécimen articulado. Escala: 5 mm.

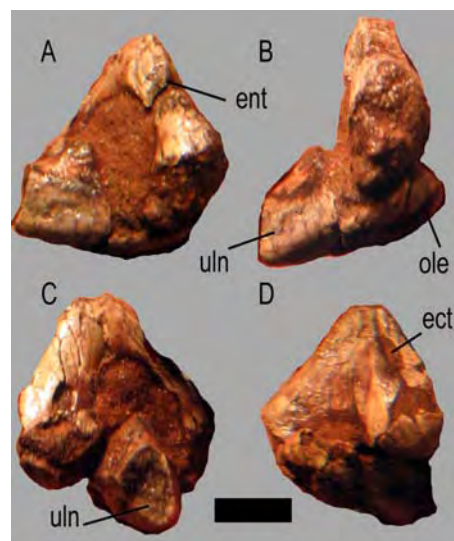


Figura 249. *K. avelasi*. MPCA 332. Extremo distal de húmero derecho con región proximal de ulna en articulación.



Figura 250. *K. avelasi*. MPCA 304. Ulna (A) y radio (B). Escala: 10 mm.

**Radio:** El radio de *K. avelasi* representa un 64 % del largo humeral, difiriendo levemente del 66 % de *Ankylosphenodon*. Como en otros lepidosaurios, su extremo distal es cóncavo en relación a la unión radio-radial especializada (Gauthier *et al.*, 1988).

El radio presenta una diáfisis ovalada y leves expansiones en las epífisis, especialmente en la proximal. Difiere mucho de formas triásicas como *Clevosaurus hudsoni* donde el radio es de notoria delicadeza, lo que explica su bajo potencial de preservación (Fraser, 1988).



Figura 251. *K. avelasi*. MPCA 308. Radio izquierdo proveniente de espécimen articulado. Escala: 5 mm.

**Carpo:** Dado el tipo de preservación presente en *K. avelasi*, pocos huesos del carpo han permanecido en posición como para permitir su reconocimiento y recolección.

**Metacarpo:** En los lepidosaurios, el metacarpo presenta una composición simétrica con los metacarpales II y IV reducidos en tamaño, siendo el IV mas corto que el III. El I y V son robustos y se ubican por debajo de los otros (Gauthier *et al.*, 1988). Esto suele asociarse en lepidosaurios con el acortamiento del dedo IV, subigual al III.

En *Ankylosphenodon*, los metacarpales II, III y IV son más gráciles que el I y V, siendo el I el más robusto.



Figura 252. *K. avelasi*. Metacarpo aislado. N° de campo Psph11



Figura 253. *K. avelasi*. MPCA 306. Metacarpo en tres vistas hallado en posición. Escala: 10 mm. A la derecha, MPCA 308, metacarpo asociado a una mano articulada. Sin escala.

En *K. avelasi*, las relaciones entre los metacarpales no han podido establecerse por no hallarse en ningún caso un grado importante de articulación. No obstante, en MPCA 306 y 311, los elementos presentaban cierto grado de asociación que permitió establecer una posición relativa.

Todos los metacarpales son robustos. Presentan una epífisis proximal muy amplia, en contacto con la región del carpo, una diáfisis sólida y una epífisis distal de tipo condilar con la que contactaba las superficies proximales de las falanges.

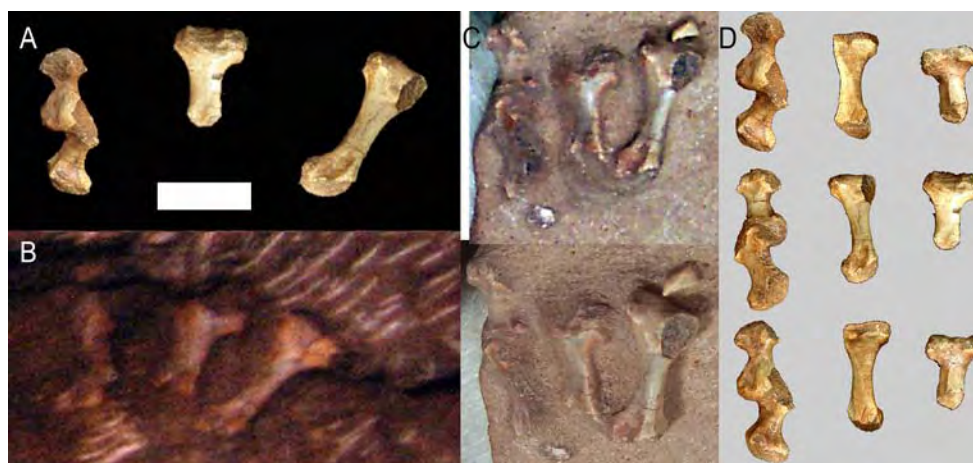


Figura 254. *K. avelasi*. MPCA 306. Mano de ejemplar articulado y elementos constituyentes. Escala: 10 mm.

**Falanges:** Numerosas falanges han sido halladas sueltas o en asociación a los especímenes, pero no ha podido llevarse a cabo un conteo falangeal. De MPCA 306 se han colectado numerosos elementos de la mano incluyendo dos falanges articuladas que probablemente pertenezcan al dedo II dada su posición interna.



Figura 255. *K. avelasi*. N° de campo Psph12. Falange manual en vista ventral mostrando la superficie articular proximal (a la izquierda) y el ensanchamiento articular trapecoidal (a la derecha). Escala: 10 mm.

La superficie de articulación proximal es muy amplia y robusta, desembocando en una diáfisis corta y de contorno circular. La epífisis distal se ensancha moderadamente, es de contorno levemente cuadrangular y presenta pequeños tubérculos flexores ventrales.



Figura 256. *K. avelasi*. MPCA 306. Falanges manuales en tres vistas halladas en posición. Escala: 5 mm.

**Ungueales:** El taxón patagónico es único en tener falanges ungueales con una expansión distal de forma cuadrangular, una condición que contrasta con las ungueales puntiagudas de todos los lepidosaurios conocidos. Si bien es muy difícil establecer una correlación morfo-funcional, guardan cierta semejanza con las falanges ungueales pedales de los dinosaurios ornitisquios.

Es probable que el incremento en la superficie de sustentación provisto por dichas expansiones tuviera alguna ventaja en la excavación o en el movimiento sobre suelos poco consolidados como la arena. También es posible que contribuyeran a una mayor superficie para excavación.

En vista ventral, las falanges ungueales de *K. avelasi* presentan un tubérculo flexor que en algunos casos puede hallarse muy desarrollado (P).



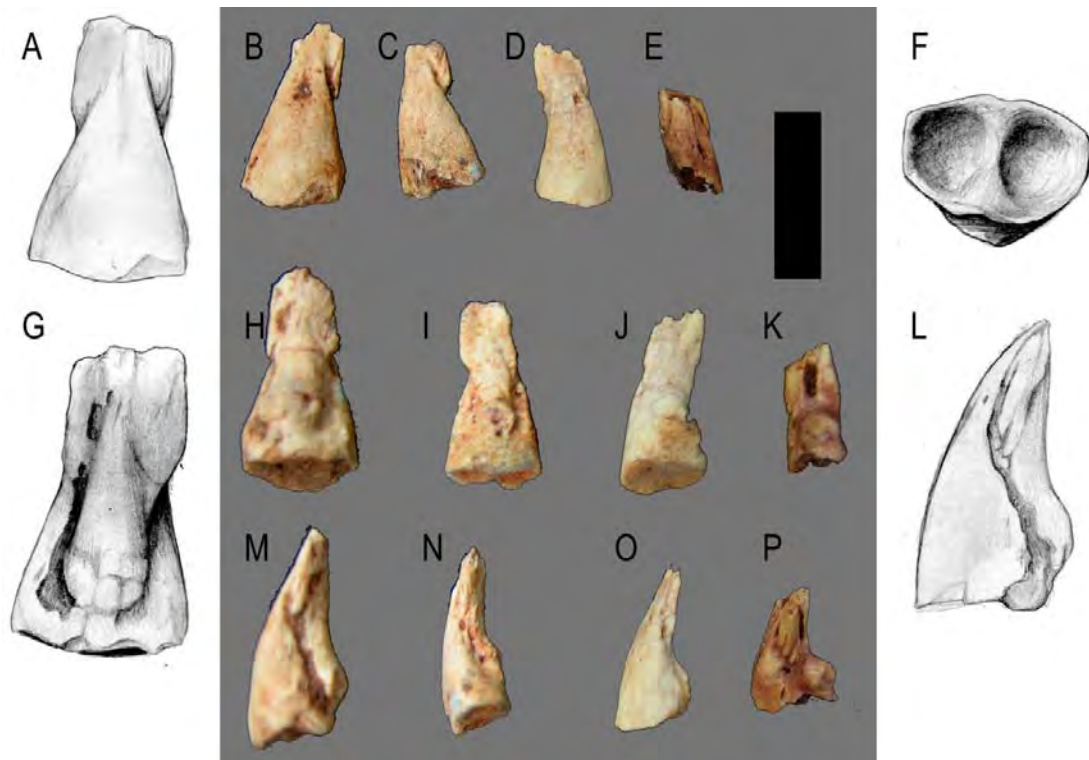


Figura 257. *K. avelasi*. Falanges ungueales en vista dorsal (A-E), proximal (F), ventral (G-K), y lateral (L-P). Escala: 10 mm.

**Cintura Pélvica:** En la mayoría de los lepidosaurios adultos, los tres huesos componentes de la pelvis se fusionan. Sin embargo, tanto en los esfenodontes basales (Evans, 1981) como en *Kaikiaifilusaurus*, los elementos de la cintura pélvica suelen hallarse por separado. Sólo uno de los especímenes adultos, MPCA 323, colectado en 2000, preserva el acetábulo unificado con sus tres componentes.

**Ilion:** Varios iliones se han preservado como elementos aislados. El hueso puede dividirse en dos partes, la región dorsal o de la hoja ilíaca y la región ventral o acetabular. La primera, que se dirige posterodorsalmente, porta en su cara medial las facetas de articulación para los extremos distales de las costillas sacras, dispuestas a distinto ángulo sobre la hoja.

Esta región porta la mayor parte del acetábulo y la cresta supraacetabular.



Figura 258. *K. avelasi*. MPCA 323. Cintura pélvica derecha mostrando sus huesos componentes. Escala: 10 mm.

Ventralmente, el ilion porta las carillas articulares con las que articula con los otros dos huesos de la pelvis, la carilla para el pubis anteroventralmente, infrayaciendo a la extensión que conforma el poco conspicuo proceso púbico y la del isquion posteroventralmente. El proceso púbico, típico de los lepidosaurios, consiste en un reborde corto, chato y puntiagudo que pasa anterodorsalmente como una lámina por sobre la union acetabular del pubis.

Sobre la hoja ilíaca se ven marcas de inserciones musculares que corresponden mayormente al iliofemoralis y el iliotibialis, relacionado al tubérculo anterior o ilíaco (Evans, 1981). El caudifemoralis se inserta sobre un la cara posterolateral de la hoja.

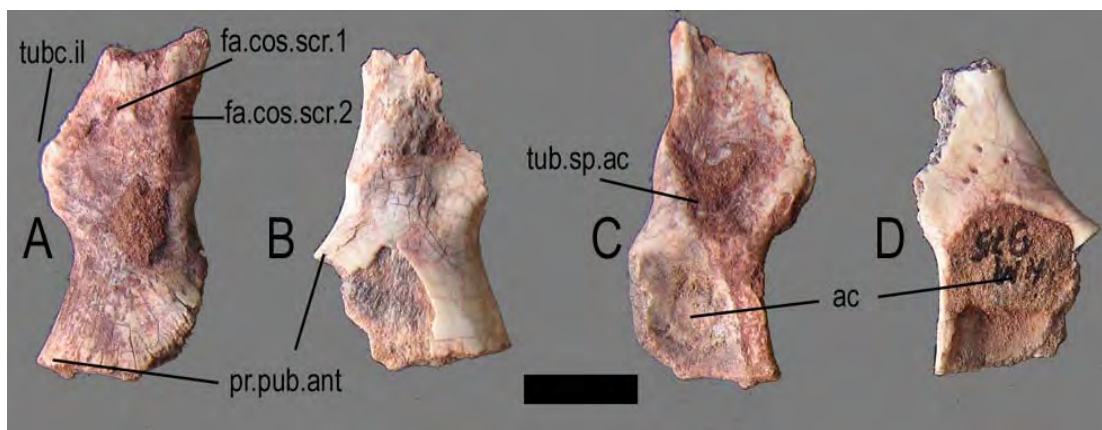


Figura 259. *K. avelasi*. Iliones en vista medial (A, B) y lateral (C, D). Escala: 10 mm.

**Pubis:** El pubis se ha preservado sólo en su región proximal, que porta parte del acetábulo, las facetas de articulación con los otros huesos pélvicos y el foramen obturador. Como en otros lepidosaurios, la región anteromedial del pubis se encuentra rotada dorsalmente.

Forma parte del borde anterior de la fenestra tiroidea por sobre la cual articula con el isquion. Sobre el borde anterior se desarrolla un tubérculo sobre el que se habría insertado la musculatura pubotibial (Fraser, 1988) y el proceso pectíneo para el ligamento iliopúbico (Evans, 1981).

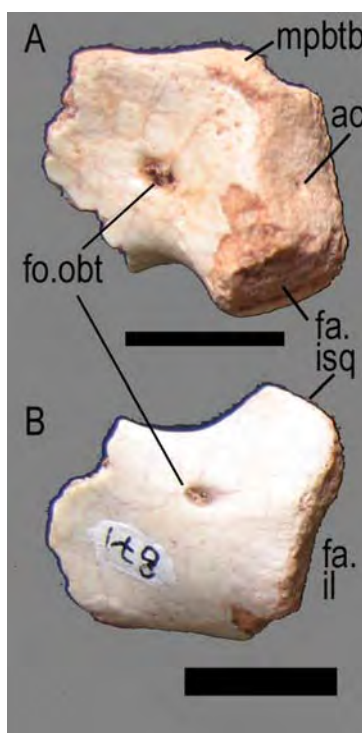


Figura 260. *K. avelasi*. Pubis izquierdo en vista lateral (arriba) y medial (abajo). Escala: 10 mm.

**Isquion:** El isquion es un hueso robusto de forma romboidal que en *Clevosaurus hudsoni* semeja una gran cola de pez. Aunque en ese taxón el contacto con el ilion es mucho mayor que con el pubis, en *K. avelasi* son subiguales.

Sobre la cara anterior se encuentra la fenestra tiroidea y posteriormente muestra el proceso anconeal o posterior que se habría relacionado en esfenodóntidos a la musculatura caudal (Fraser, 1988).



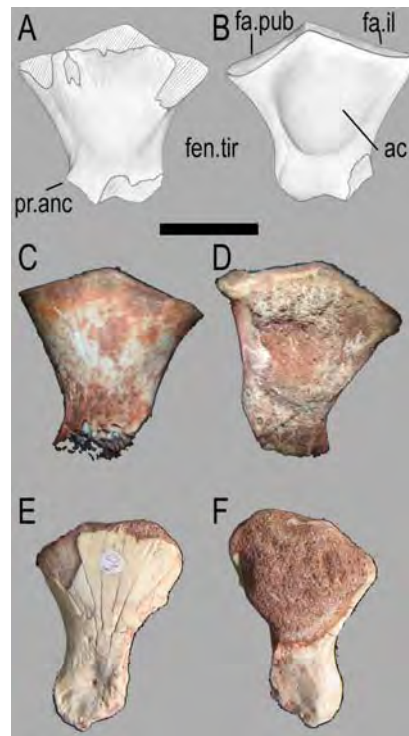


Figura 261. *K. avelasi*. Isquiños en vista medial (A, C, E) y lateral (B, D, F). Escala: 10 mm.

#### Miembro Posterior

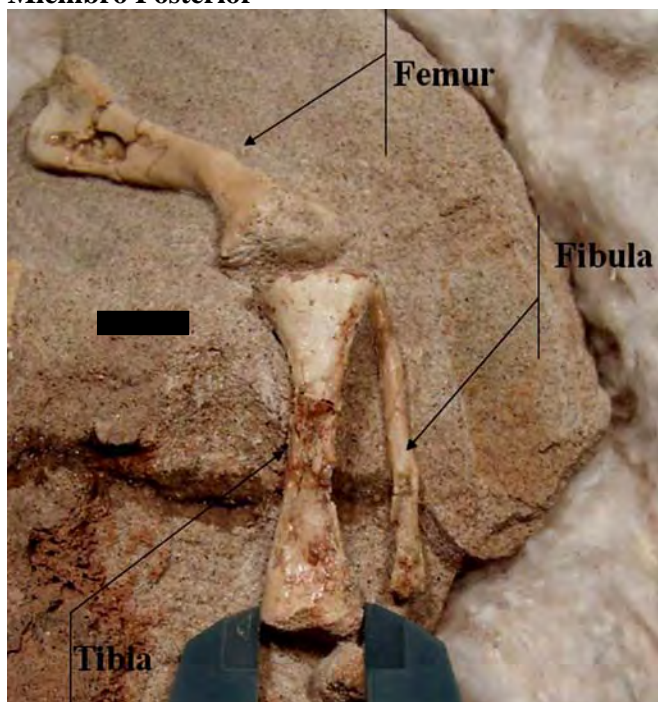


Figura 262. *Kaikaifilusaurus avelasi* (PSPH4). Miembro posterior. Escala: 10 mm.

Articulación de rodilla de tipo lepidosaurio. El contacto entre el fémur y la fibula es directo en amniotas ancestralmente. Sin embargo en lepidosaurios la epífisis proximal de la fibula, plana y aguzada se ubica en un receso orientado verticalmente del lado dorsal del cóndilo fibular del fémur.

**Fémur:** El fémur en *K. avelasi* es una pieza de gran tamaño y robusta, de unos 73 mm de longitud en MPCA 323, mayor aunque morfológicamente comparable al fémur de un *Tupinambis rufescens* adulto.

La diáfisis es sólo suavemente sigmoidea, mucho más columnar y robusta que la de *Gephyrosaurus* (Evans, 1981) y sólo algo más que *Planocephalosaurus* (Fraser y Walkden, 1984) y *Clevosaurus*.

Las epífisis proximales no se han preservado, en especial la proximal. El trocánter interno es muy alto comparado con *Gephyrosaurus*, alcanzando casi el nivel de la cabeza femoral.

La dirección de la parte distal de la diáfisis muestra que los condilos distales eran originalmente asimétricos, siendo mayor el tibial, tal como ocurre en otros lepidosaurios excepto camaleones y mosasaurios (Gauthier *et al.*, 1988).



Figura 263. *K. avelasi*. MPCA 305. Fémur. Escala: 10 mm.

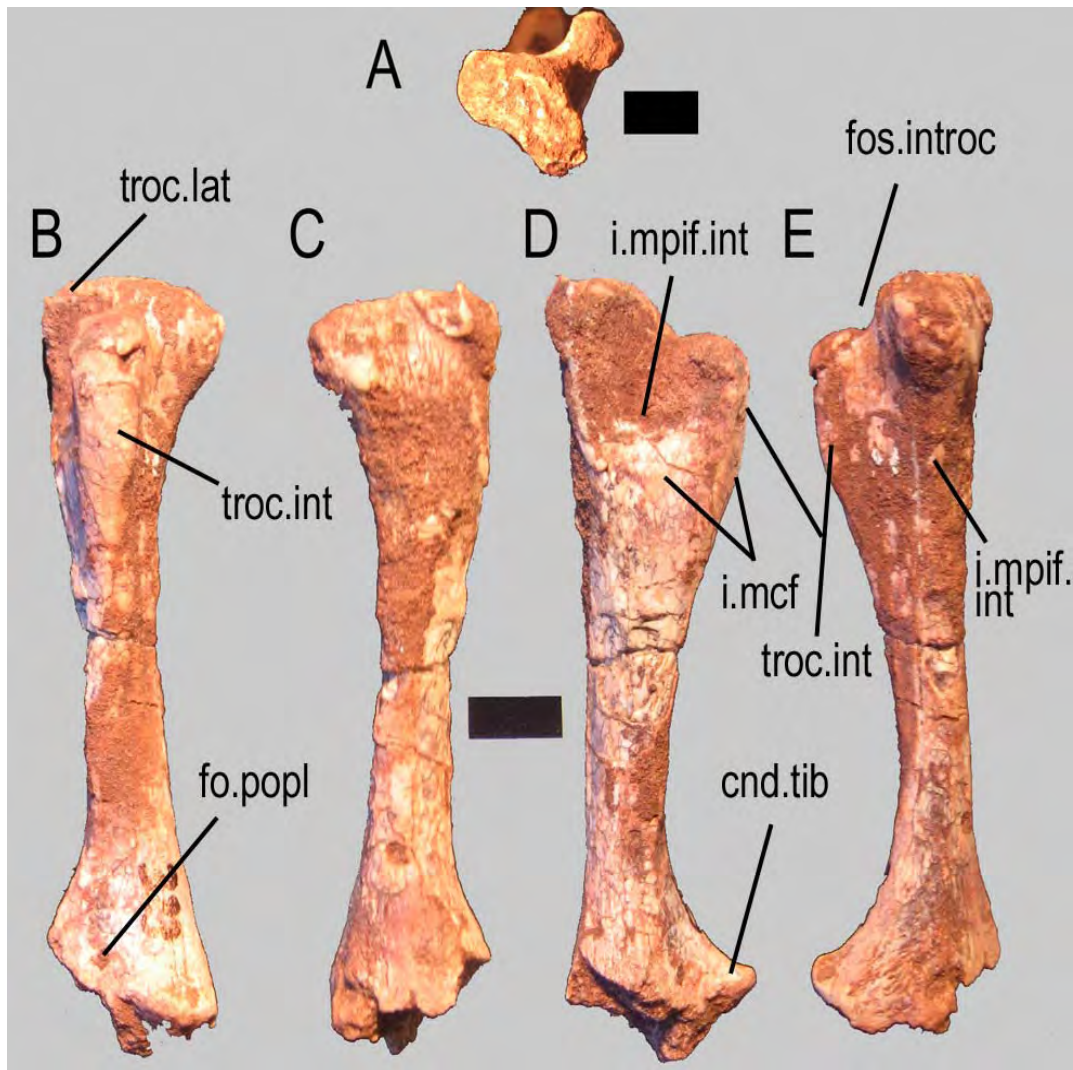


Figura 264. *K. avelasi*. Fémur izquierdo en vista proximal (A), posterior (B), anterior (C), lateral (D) y medial (E). Escala: 10 mm.

Las inserciones musculares son particularmente fuertes en lo que respecta al músculo caudofemoralis, que se inserta en la parte distal del trocanter interno. A la vez, la región de inserción del puboisquiofemoral interno parece ser amplia y suave.

**Tibia:** La tibia es robusta y representa un 35% del femur. Su ancho es de aproximadamente el doble que la fíbula. La diáfisis, a diferencia de *Clevosaurus hudsoni*, donde es columnar, es de forma clepsidroide, representando su máxima expansión epifisial no menos del doble del mínimo de la diáfisis.

Los extremos son redondeados, con epifisis no osificadas. El extremo proximal se expande tanto como el distal y la división en cóndilos no se aprecia demasiado, así como la inserción del *iliofibularis* en su cara posterior.

A diferencia de *C. hudsoni*, el extremo distal no es una faceta única para el astragalocalcáneo, sino que es bicondilar.



Figura 265. *K. avelasi*. MPCA 305. Tibia y fíbula articuladas. Escala: 10 mm.

**Fíbula:** La fíbula es muy delgada. Su ancho es relativamente constante y de extremo distal aplanado. El extremo proximal no se expande ni se divide en cóndilos.

El extremo distal es una faceta única.

**Tarso:** No ha podido reconocerse hasta el momento si presenta un único astragalocalcáneo fusionado antes de la edad adulta como en otros lepidosaurios (Gauthier et al, 1988) o los huesos separados.



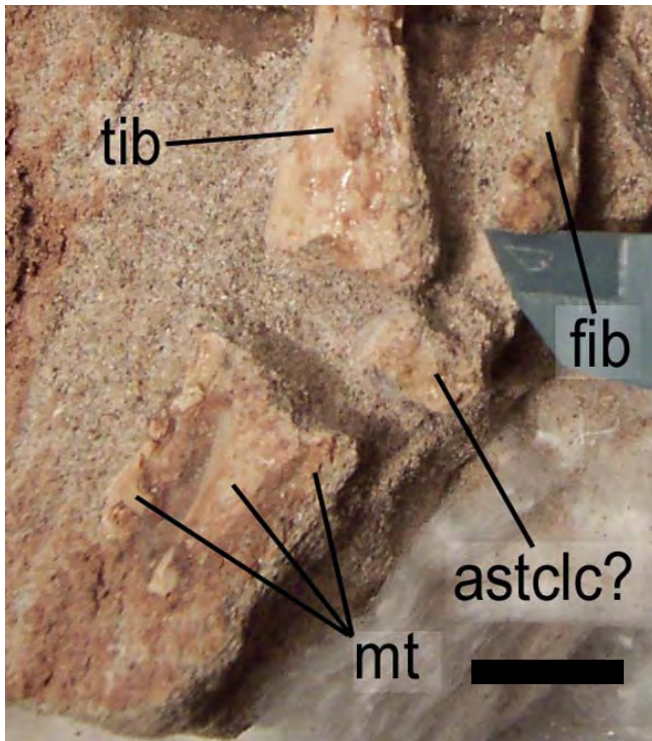


Figura 266. *K. avelasi*. MPCA 305. Región distal del zeugopodio y autopodio articulado. Escala: 10 mm.

**Metatarso:** Los metatarsianos son largos y robustos. La mayor parte son de diáfisis cilíndrica y homogénea que se amplía en las epífisis bruscamente. El extremo proximal presenta una cara plana que articula con el astrágalo calcáneo. Uno de los elementos, más robusto y sólo apenas más corto, es asignado al metatarsiano I. Se trata de un elemento muy ancho y con evidentes marcas de inserción tendinosa. No ha podido apreciarse la presencia de un metatarsiano V en forma de gancho.

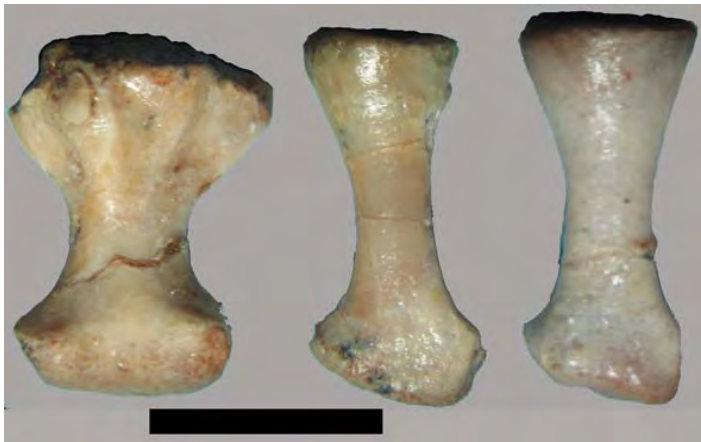


Figura 267. *K. avelasi*. Metatarsianos. Escala: 10 mm.

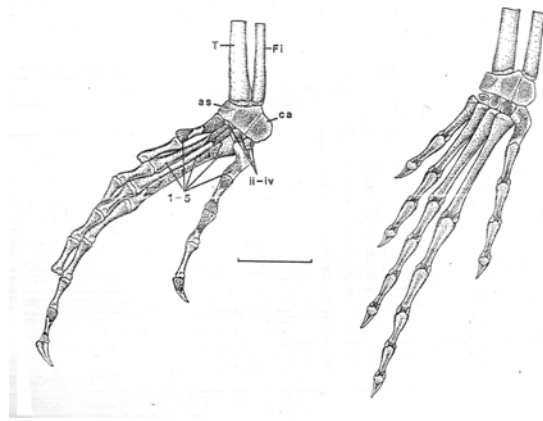


Figura 268. Pie del esfenodonte caminador *Homoeosaurus* en original (izq) y reconstruido (der). Escala: 10 mm. (Tomado de Wu, 1991).

**Dígitos:** Las falanges pedales son cortas y robustas. La diáfisis es robusta y de no más de un tercio del largo total. La epífisis proximal presenta dos fosas de articulación mientras que la distal presenta una epífisis de contorno cuadrangular en vista dorsal, con caras laterales que convergen en un ángulo de poco más de  $60^\circ$ .

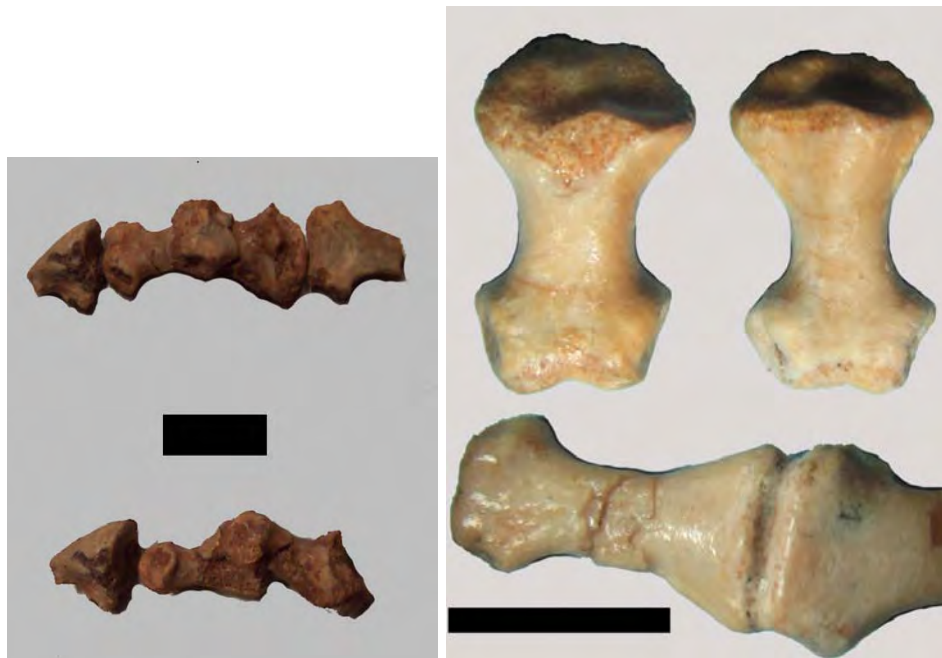


Figura 269. *K. avelasi*. Dígito del pie articulado (izquierda) y falanges en vista dorsal (derecha). Escala: 10 mm.

**Proporciones de los miembros:** El esqueleto postcraneano de *Kaikaifilusaurus avelasi* es robusto, con grandes humeros y fémures proporcionalmente pequeños.

En la siguiente tabla se aprecia la relación entre humeros y fémures, donde se notan las peculiares proporciones de *Kaikaifilusaurus*.

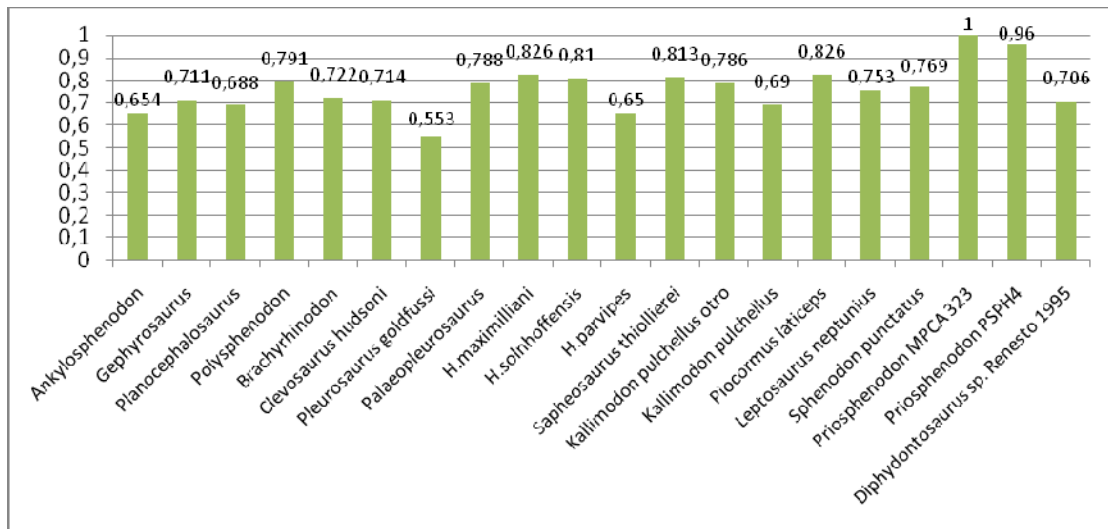


Gráfico 4: Relación Húmero/Fémur en distintos esfenodóntidos. Muchos de los datos, tomados de Reynoso (2000). Nota: donde dice *Priosphenodon* debe decir *K. avelasi*.



## 9.4. ALIMENTACIÓN, ESTRUCTURA Y MUSCULATURA ALIMENTARIA

---

*“Hace mucho tiempo un hombre se disponía a salir de caza. Antes de ir al campo quiso comprar un águila, pero como no las conocía, le vendieron un pato salvaje. Llegó a una llanura, donde una liebre saltó del pasto y pasó veloz ante él. El hombre arrojó apresuradamente al aire al pato salvaje para que fuera a capturarla, pero el pato cayó al suelo pesadamente pues no sabía volar. El hombre lo lanzó cuatro veces más y el pato cayó al suelo. Sin poder aguantar más tanto maltrato, llegó tambaleante ante él y le increpó:*

*-Soy un pato salvaje. Si quiere comerme, máteme, pero ¿por qué me ha lastimado tirándome de ese modo?-.  
El hombre, muy sorprendido, le respondió:*

*-Creí que eras un águila y podías capturar liebres-.  
El pato sonrió, le mostró sus patas y le dijo:*

*-Por favor, mire detenidamente mis patas ¿Puedo o no capturar liebres?”*

Su Shi (1037-1101), *Aizizashuo*

### 9.4.1. PROPALINALIDAD

La propalinalidad, es la habilidad de mover la mandíbula hacia atrás y adelante en relación a la reducción del alimento a tamaños menores, mejorando su tragado y asimilación química (Reilly *et al.*, 2001).

Esta capacidad ha surgido numerosas veces entre los amniotas, en especial en herbívoros, entre los que pueden mencionarse sinápsidos basales (edafosáuridos, dicinodontes, traversodóntidos), sinápsidos derivados (multituberculados), anápsidos (procolofonios, bolosaurios y tortugas pleurodiras, Schumacher, 1973) y lepidosaurios (herbívoros y carnívoros).

En general, dicha adquisición se da en conjunto con dentición molariforme o baterías dentarias sin reemplazo individual (Edmund, 1960), mandíbulas cornificadas, cambios en la musculatura aductora y posición de la articulación mandibular o el proceso coronoideo, que efectivizan los movimientos anteroposteriores durante el procesamiento del alimento (King, 1996).

Según Reilly *et al.* (2001), la combinación de propalinalidad con dentición molariforme o mandíbulas queratinizadas es paleobiologicamente de muy alta eficiencia de molienda, mayor que los métodos presentes en masticadores arcilineales (de apertura mandibular en bisagra) o aún de sistemas de masticación tribosfénicos como los presentes en los roedores.

Entre los diápsidos, la propalinalidad existe hoy en los lepidosaurios *Uromastix* y *Sphenodon*, pero nunca se habría dado en arcosauromorfos, tanto en dinosaurios, aetosaurios o rincosaurios, lo que es relacionado por Reilly *et al.* (2001) a sus diferencias en las capacidades del sistema digestivo.

El iguánido *Uromastix* efectúa una masticación propalinal machacando los vegetales con una dentición molariforme de oclusión precisa mediante una musculatura aductora muy modificada (Throckmorton, 1978). No teniendo reemplazo dentario, los ejemplares seniles cortan y mastican las plantas con el borde cortante del hueso mandibular (Throckmorton, 1978).

Entre los rincocéfalos se ha dado una exitosa masticación que ha experimentado diferentes dietas. Por un lado, como caracter propio de los rincocéfalos, se encuentra la mordida de poder, presente tanto en mamíferos como en *Sphenodon punctatus* (Gorniak *et al.*, 1982), pero no en escamados.

Algunos lagartos estreptostílicos (como *Uromastix* y los gekos), muestran un movimiento posterior de la mandíbula asociado al cierre de la boca (Herrel *et al.*, 1999; Herrel y De Vree, 1999; Schwenk, 2000), aunque no se han observado movimientos horizontales de molienda. La mayor parte del movimiento de masticación se da allí durante el cierre veloz, difiriendo completamente de la mordida de fuerza transversa que presentan tanto *Sphenodon* como los mamíferos, respectivamente (Gorniak *et al.*, 1982; Weijs, 1994), además del movimiento propalinal característico del primero.

#### 9.4.2. ESTRUCTURA CRANEANA Y MASTICACIÓN

En rincocéfalos tempranos como *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus* (y, según Wu, también en el lepidosaurio más basal) la oclusión dentaria precisa habría sido posibilitada por un cuadrado fijo. La barra temporal inferior se hallaría incompleta, pero probablemente funcionaría como en algunos lagartos que, carentes plesiomórficamente de barra infratemporal (p/ej., *Placoderma stellio*, *Uromastix acanthinurus*, *Corucia zabrata*, *Tiliqua scincoides*), los ligamentos temporales estabilizan el cuadrado (Herrel *et al.*, 1998).

Las distintas reducciones óseas presentes en escamados (arco supratemporal en varánidos y serpientes y barra postorbital en gekkos y serpientes) e incluso la pérdida de vastas porciones del cráneo, han permitido una plasticidad inédita en el linaje, con una tendencia sorprendente al cinetismo craneano y la estreptostilia.

De este modo, los escamados, tanto los carnívoros (e.g., *Varanus*) como los herbívoros (e.g., *Uromastix*), pueden mover su mandíbula hacia atrás (al cerrar) y adelante (en la apertura bucal) por la rotación del extremo dorsal del cuadrado (que presenta una superficie condilar). Aunque se mueve con facilidad hacia delante, el movimiento hacia atrás está limitado por ligamentos que lo unen a la rama cuadrada del pterigoides y el yugal.

En los esfenodóntidos, el movimiento mandibular se efectúa a través de una zona glenoidea anteroposteriormente extensa (Robinson, 1976) y con una relación reversa al ciclo de aducción-abducción (Gorniak *et al.*, 1982).

En los lagartos, al abrir la boca genera un adelantamiento del punto de inserción muscular, reduciendo el ángulo de aplicación de los aductores mandibulares y alterando la magnitud de los momentos de fuerza. En *Sphenodon*, como la retracción de la mandíbula se da durante la apertura de la boca y la misma se desliza posteriormente en relación al cuadrado, la dirección de la fuerza resultante cambia de anterodorsal a posterodorsal resultando, como en lagartos, en una reducción del ángulo de inserción de los aductores mandibulares.

Durante el cierre de la boca, en cambio, difieren. Mientras que en lagartos (como *Uromastix* y algunos gekkos) la fuerza total de la musculatura aductora resulta en un movimiento posterodorsal de aducción de la mandíbula (Throckmorton, 1976; Sinclair y Alexander, 1987; Herrel *et al.*, 1999; Herrel y De Vree, 1999; Schwenk, 2000), en *Sphenodon* resulta en un movimiento complejo en dos etapas con una resultante anterodorsal, tirando de la mandíbula hacia arriba y adelante.

La mandíbula se mueve parcialmente hacia delante al cerrar, y más adelante aún cuando la boca se cierra por completo (al cortar). La protracción de la mandíbula ocurre así levemente al inicio del cierre bucal y ostensiblemente cuando la boca está casi cerrada (Gorniak *et al.*, 1982).

El movimiento más importante en los lagartos lo constituye el cierre veloz, claramente distinto del movimiento propalinal o la mordida de fuerza transversa presente tanto en *Sphenodon* como en los mamíferos (Gorniak *et al.*, 1982; Weijs, 1994; Herrel *et al.*, 2001).

La mecánica mandibular tiene distinto efecto en ambos ya que en lagartos la fuerza resultante en la retracción posterior actúa inversamente que en *Sphenodon*, lo que se resume en la siguiente tabla de movimiento mandibular:

	CIERRE	APERTURA
“LAGARTOS”	Anterodorsal	posterior
ESFENODONTES	Posterodorsal	anterior

Tabla 5: Relación en el movimiento mandibular en lacertilios y esfenodontes eupropalinales.

Esta mecánica es, en *Sphenodon*, directa consecuencia de una anatomía peculiar. En todos los rincocéfalos, el cuadrado permaneció fijo a lo largo de su historia evolutiva lo que, sumado a una tendencia a la solidificación craneana, ha llevado a algunos de sus linajes a fortalecer aún más la oclusión mediante el establecimiento de puentes óseos adicionales. De hecho, la presencia en esfenodontidos de un proceso descendente del escamoso y una superposición entre las procesos rameales del cuadrado y el pterigoides evitan cualquier movimiento del cuadrado, aún careciendo de una barra infratemporal como la de *Sphenodon* o una extensión ventral de la supratemporal como la de *K. avelasi*.

La barra temporal inferior que presenta *Sphenodon*, que suele considerarse en los estudios de anatomía comparada como un ejemplo de “diápsido no modificado” es, de hecho, un puente óseo cuya presencia refuerza el cráneo, conectando la región donde articula la mandíbula (cuadrado) con el hueso yugal, tras la zona de los dientes maxilares. La barra infratemporal completa es, sin embargo, una adquisición exclusiva de algunos esfenodontes del grupo Sphenodontinae, ya que el esfenodonte primitivo *Gephyrosaurus*, y los embriones del mismo *Sphenodon* sugieren que la barra infratemporal se hallaba incompleta en los primeros lepidosaurios (Whiteside, 1986).

El actual *Sphenodon* tiene dos tipos principales de masticación (Gorniak *et al.*, 1982): el corte de precisión (precise shearing), movimiento poderoso con el que pueden seccionar la carne y huesos de las aves que ocasionalmente capturan y la característica masticación propalinal, con un deslizamiento adelante y atrás de la mandíbula, encarrilada entre los huesos maxilar y palatino, que deja ostensibles marcas de dirección antero-posterior sobre el esmalte dentario.

Si bien la masticación propalinal pudo desarrollarse aceptablemente en esfenodóntidos basales sin necesidad de un refuerzo en la parte infratemporal del cráneo, esto es porque la hilera misma de palatinos no es completamente paralela a la de maxilares, por lo que la propalinalidad no se desarrolla a lo largo de todo el trayecto de dentición maxilar. Del mismo modo, el corte de precisión en esos taxones es sólo parcial, ya que la intensa presión ejercida por la mandíbula tiende a desplazar hacia fuera los cóndilos mandibulares del cuadrado (Whiteside, 1986; Fraser, 1988) estorbando la precisión del mordisco. Esto ocurre porque el *M. depressor mandibulae* tira posterodorsalmente causando una torsión posterior de los cóndilos del cuadrado, que si bien se encuentra fijado medialmente de un modo sólido al pterigoides, su fijación lateral al escamoso es débil. De hecho, en muchos lagartos, el escamoso se halla fijado sólo por ligamentos, quedando así levemente cinético (Oelrich 1956).

Según Fraser (1988), la existencia de una barra infratemporal completada por ligamentos, habría al menos provisto de un punto de fijación ligamentoso capaz, como en lagartos, de restringir la torsión posterior de los cóndilos laterales del cuadrado cuando abre la boca. Sin embargo, por la débil fijación lateral, la resultante de las fuerzas de aducción cambiaría de posterodorsal a anterodorsal, resultando en un torque de torsión anterior de los cóndilos al cerrar la boca.



Figura 270. *Sphenodon* alimentándose de un pichon de ave marina. Fotografía de Paddy Ryan en <http://www.ryanphotographic.com>.

La solidificación de la estructura temporal inferior mediante el desarrollo de un refuerzo craneano en los esfenodóntidos corona como *Sphenodon* y *Kaikiaifilusaurus* habría permitido fijar el cóndilo lateral del cuadrado evitando principalmente la torsión anterior (Whiteside, 1986; Fraser, 1988; Apesteguía y Novas, 2003). Esta innovación habría permitido optimizar el mordisco de corte ortal de precisión, hoy sólo presente en *Sphenodon punctatus* (Gorniak *et al.*, 1982) y no en lagartos, comparable a la mordida de poder (power stroke) de los mamíferos, que les permite seccionar huesos de vertebrados (Herrel *et al.*, 2001) o decapitar aves.

De este modo, en el caso de los esfenodontinos (p/ej., *Sphenodon*, *Cynosphenodon*, *Zapatadon*), adquirieron ese resultado a través del desarrollo de la barra temporal inferior (Fraser, 1988).

En los eilenodontinos, su grupo hermano, el refuerzo temporal inferior se da por una expansión dorsoventral del yugal en la barra superior (Apesteguía y Novas, 2003) hasta casi obliterar la fenestra temporal inferior, que queda reducida a una pequeña muesca posteroventral a los lados del cráneo.

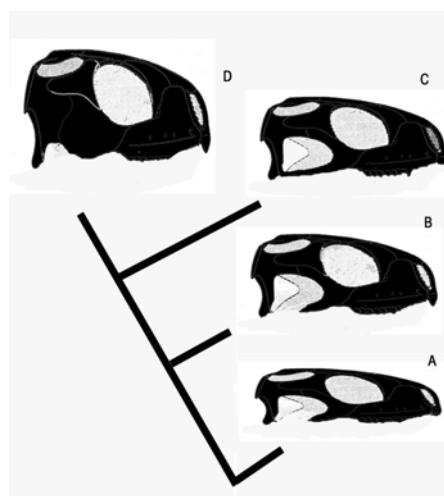


Figura 271. Esquema mostrando el estado inicial y las modificaciones en la fenestración craneana en los dos linajes corona de esfenodóntidos. El esquema se basa en modificaciones a partir de una misma forma de clevosaurio representada por el estado B. A representa un rincocéfalio basal, de cráneo bajo y yugal incompleto; B, un clevosaurio, de yugal incompleto y craneo más alto; C y D son esfenodóntidos corona, con C, un esfenodontino, que desarrolla una barra infratemporal completa y D, un eilenodontino, con una expansión ventral del arco supratemporal.

La desaparición de la fenestra infratemporal por incremento del yugal que genera una pared lateral en el cráneo es un proceso semejante al que habrían sufrido los quelonios a lo largo de su evolución de acuerdo al ancestro diápsido propuesto por Rieppel (2001). El hecho de que grandes esfenodontes herbívoros con pico presenten también estas características es cuando menos sugestivo y genera la necesidad de realizar un estudio acerca de la estructura craneana y la biomecánica de alimentación en eilenodontinos y tortugas terrestres herbívoras, parte de cuya zona adaptativa tal vez ocuparan. Con el refuerzo temporal inferior, los rincocéfalos corona habrían contrarrestado el ladeo lateral a anterior del cóndilo del cuadrado durante el momento mayor de esfuerzo de masticación, previniendo el giro anterior, más que posterior, durante el ciclo de masticación.

En ambos casos, la movilidad lateromedial de las mandíbulas se habría visto restringida por la extensión de la hilera dentaria palatina en forma paralela a la maxilar durante todo su recorrido, permitiendo un movimiento mandibular antero-posterior mas ajustado (i.e., eupropalinalidad), no evidenciado en esfenodóntidos más basales de masticación combinada como *Clevosaurus*, *Brachyrhinodon* y *Palaeopleurosaurus*.

Tanto en los esfenodóntidos corona, así como en el saurosauro *Ankylosphenodon* y los Opisthodontia (*Opisthias*, *Toxolophosaurus* y *Eilenodon*), hay facetas de desgaste en ambos lados de las mandíbulas, especialmente en los dientes adicionales, que también dejan marcas en el hueso dentario, lo que indica un buen desarrollo de la masticación propalinal.

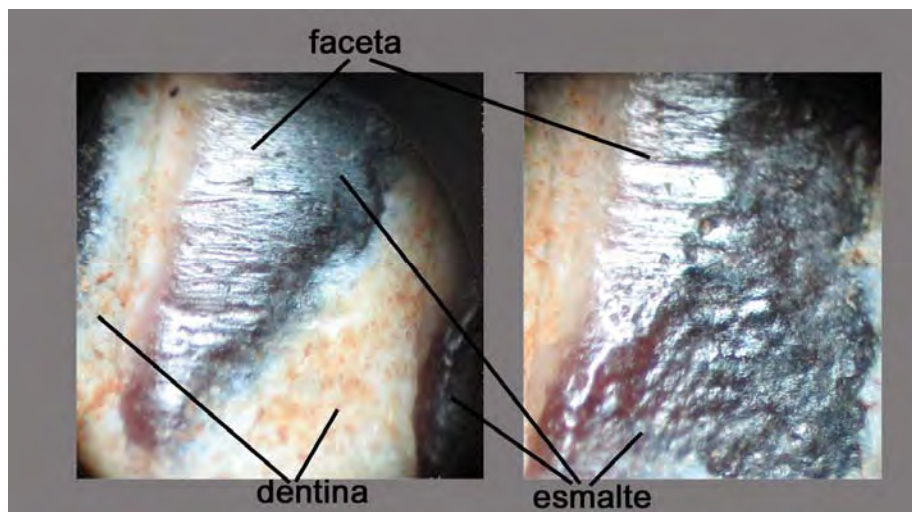


Figura 272. Dentición mandibular de *Kaikaifilusaurus avelasi* mostrando las facetas de desgaste con las microestrías en sentido anteroposterior.



### 9.4.3. DIETA

Numerosos trabajos han tratado sobre las dietas posibles de los esfenodontidos fósiles a partir del tipo de dientes que éstos presentaban (e. g., Fraser, 1988). De hecho, raros han sido los trabajos donde no se hiciera una inferencia alimentaria. Este punto es entendible en ciertos linajes de vertebrados donde la dieta es obvia o importante en el marco de las relaciones tróficas del sistema. Sin embargo, en los pequeños reptiles, este punto es mucho más complejo, ya que su relación a la filogenia es poco fiel, como lo demuestran trabajos recientes en escamados (p/ej., Cooper, 2003; Espinoza *et al.*, 2004) y el gráfico a continuación:

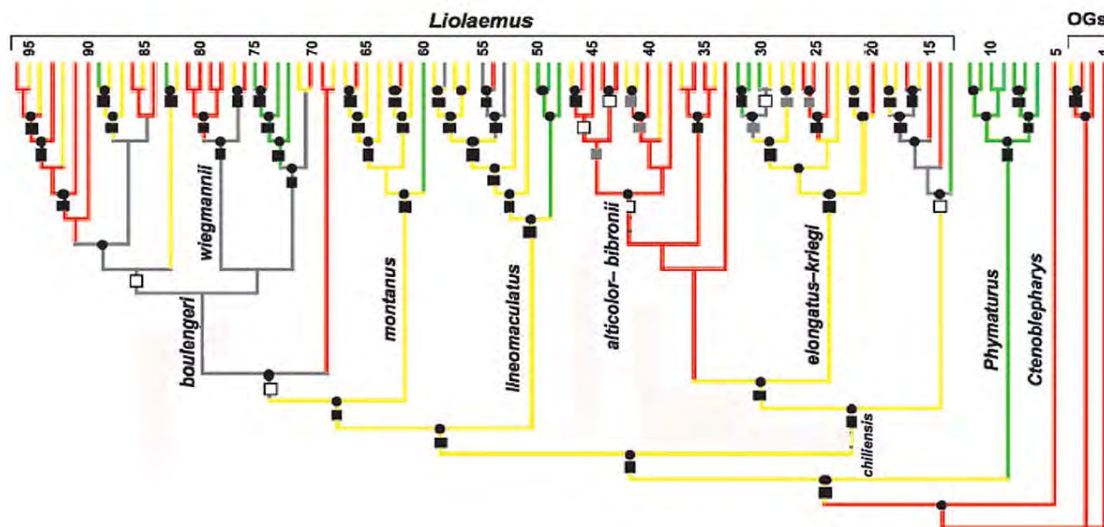


Figura 273. Cladograma resultado de análisis con evidencia total (morfológico + ADN combinado) mostrando las relaciones filogenéticas de la familia de escamados iguanios Liolaemidae con información dietaria. En color rojo, insectívoros; en amarillo, omnívoros y en verde, herbívoros, lo que demuestra la poca fidelidad a una dieta a lo largo de un mismo linaje. Modificado de Espinoza *et al.* (2004).

No obstante, asociar las morfologías dentales con la dieta es posible cuando hay buenas evidencias de especialización, como ocurre en lepidosaurios herbívoros (el iguánido *Iguana iguana*), animalívoros (el varánido *Varanus komodoensis*) o durófagos (el téido *Dracaena* y *Paradracaena*).

Parker (1983), Rand (1990) y Nydam *et al.* (2000) mencionan asimismo las convergencias en la morfología dental en referencia al abanico de posibilidades dietarias, manifiesto en la forma similar de los dientes, en forma de hoja y policuspidados de las iguanas con el escíncido *Corucia zebrata*.

Adicionalmente, la dieta cambia a lo largo del ciclo vital (Whiteside, 1986), por lo que su incidencia sobre el ambiente depende del número poblacional por edad y el estudio de su dentición no resulta unívoco. Sin embargo, un estudio completo que incluya osteología y dentición, musculatura y función pueden aproximarse a un mejor resultado.

Una aproximación necesaria la constituye una evaluación de la dieta del único esfenodóntido viviente: *Sphenodon*.

**Dieta en *Sphenodon*:** Contra lo expuesto a lo largo de la presente tesis, muchos autores, aún recientes (e.g., Hay *et al.*, 2008) consideran a los esfenodóntidos como un linaje de poco cambio, extendido por 240 millones de años, con una diversidad morfológica limitada, que podría explicarse por la fidelidad a un recurso continuo. De ese modo, muchas características de los esfenodontes en el registro fósil podrían extrapolarse con facilidad a partir del conocimiento del actual *Sphenodon*. Sin embargo, no es este el caso de los esfenodóntidos, donde la diversidad del grupo se ha puesto de manifiesto sobradamente en las últimas décadas y sus especializaciones alimentarias sin duda acompañaron esa diversidad.

Las especializaciones dietarias de *Sphenodon* constituyen sin duda una solución de compromiso entre la morfología peculiar de este taxón, su inusual resistencia a las bajas temperaturas como sobreviviente de un linaje de distribución periantártica y la contingencia, que le han permitido sobrevivir en el archipiélago neozelandés a pesar de los cambios climáticos ocurridos y el cuello de botella del Oligoceno (Worthy, 2002). También a esto se asocia evidentemente su metabolismo lento y una importante longevidad, calculada entre 60 y 300 años (Robb, 1977).

Como todos los esfenodóntidos corona, *Sphenodon* es un buen caso de lepidosaurio de masticación propalinal. Sin embargo, siendo el único reptil propalinal viviente, ofrece poca ayuda en cuanto a la dieta de las formas fósiles, ya que *Sphenodon* es insectívoro, carnívoro y carroñero, amplitud que sin duda ha contribuido a su supervivencia insular.

El peculiar sistema de masticación, propio de los esfenodontes, incluye una hilera doble de dientes dorsales entre las que encaja la hilera de dientes mandibulares. Sin embargo, como en otros esfenodontinos, todos ellos son “carnassial-like teeth” (Reilly *et al.*, 2001).

Según este autor, “proplineal movements of this system (*Sphenodon*) produces perhaps one of the best shearing jaws known in amniotes and it is the only form we know that uses propaliny and blade-like teeth”.

De hecho, según Markwell (1998), los pichones del prion común, *Pachyptila turtur*, un petrel que anida en cuevas en las 150 hectáreas de la isla Takapourewa (Stephens) de Nueva Zelanda entre Octubre y Enero, constituyen gran parte de la dieta de *Sphenodon* y son fundamentales como fuente de obtención de líquido en el verano, cuando escasean los invertebrados.

Los priones usan la isla sólo como zona de nidificación. Los *tuatara* no atacan a las aves grandes, que los superan en tamaño, sino que buscan los nidos desatendidos. Los *tuatara* sólo se alimentan de pichones vivos, ya que los estimula el movimiento (Falla, 1935; Dawbin, 1962). Para alimentarse arrastran a los pichones fuera del nido (Markwell, 1998), por lo que han podido hacerse censos y estudiar las proporciones entre los pichones capturados y los que tuvieron una muerte natural.



Figura 274. Convivencia pacífica entre prion adulto y tuatara, que pueden compartir la misma cueva. Foto por Richard Sharell.

El estudio de Markwell demostró que para los *tuatara*, la alimentación sobre pichones de priones es muy importante (Moller, 1985; Fraser 1995), mostrando una correlación positiva ya que su número varía según la densidad de nidos, pero para los priones, con una población de al menos 10 veces mayor, la pérdida fue mínima. A la vez, como las aves desforestan el sotobosque (Campbell, 1967), incrementan las posibilidades de que los *tuatara* puedan acceder a los nidos y también hallar invertebrados (Dawbin 1962).



Figura 275. *Sphenodon* alimentándose de un “weta” (*Hemideima crassicuris*, Orthoptera: Stenopelmatidae), un insecto endémico terrestre de gran tamaño. Fotografía de Paddy Ryan en <http://www.ryanphotographic.com>.

De todo esto, resulta claro que *Sphenodon* no es un buen caso para ser considerado un ejemplo típico de esfenodonte. La alimentación de *Kaikaifilusaurus*, un esfenodóntido fósil eupropalinal de gran tamaño, debe ser resuelta con otras fuentes de evidencia.

**Herbivorismo:** Si bien los esfenodontinos poseen una dentición más bien filosa, con cúspides cónicas a aplanadas labiolingualmente, aptas para cortar y con caniniformes de utilidad para quebrar cutículas y empalar insectos, éste no es el caso de los eilenodontinos. En estos esfenodontes, los dientes presentan coronas de gran amplitud transversal que deben haber resultado muy efectivas para el machaque de sustancias vegetales (Reynoso, 2000).

Los esfenodontes eilenodontinos, de hecho, han sido considerados como claros ejemplos herbívoros, tanto en *Eilenodon* (Rasmussen y Callison, 1981) como en *Toxolophosaurus* (Throckmorton *et al.*, 1981). Esta afirmación se ha basado en las siguientes características:

- 1) Aumento de las dimensiones verticales de la mandíbula en relación al esfuerzo de curvatura según lo explica Hylander (1979) para primates y Reynoso (2000) para *Ankylosphenodon*.
- 2) Dentario más extenso y profundo, que llega casi hasta el final de la mandíbula, adicionando así resistencia estructural al esfuerzo vertical. Este carácter es en realidad un carácter sinapomórfico del grupo que, sin duda, ha posibilitado en algún momento la adquisición de una dieta herbívora, aunque no representa evidencia de herbivorismo.
- 3) Superficie articular de la mandíbula agrandada anteroposteriormente, lo que facilita un mayor desplazamiento propalinal en lugar de una rotación sobre el eje mayor (Rasmussen y Callison, 1981) y una mejor capacidad moledora para la masticación (Reynoso, 2000).
- 4) Inclusión del prearticular en la ampliada región articular.
- 5) Dientes del dentario ajustados cerradamente.
- 6) Dientes mucho más anchos que largos (Rasmussen y Callison, 1981) que incrementan la superficie de trituración (Reynoso, 2000).
- 7) Patrones de desgaste similares en la dentición del dentario.
- 8) Parte posterior de la hilera dentaria yaciendo medial al proceso coronoideo.
- 9) Ensanchamiento de la capa de esmalte (Reynoso, 2000).

La morfología craneana, la dentición y la funcionalidad mantienen un estrecho correlato con el espectro de posibilidades alimenticias. Según Schwenk (2000), los movimientos de masticación de tipo ortal-palinal se asocian generalmente a una

alimentación herbívora. La alimentación de los esfenodontinos y eilenodontinos difiere en ser sólo pro-palinal.

Espinoza *et al.* (2004) estudiaron las reglas ecofisiológicas que rigen el cambio a la herbivoría en linajes de iguánidos y otros escamados. El pasaje insectívoro → omnívoro → herbívoro resultó no ser infrecuente, pero hay varios factores que deben ser tenidos en cuenta. Entre ellos, el tamaño corporal (Pough, 1973), un índice de importancia para *K. avelasi*, y los índices de temperatura ambiental y corporal.

En linajes donde la mayor parte de las restricciones están resueltas de antemano, las transiciones al herbivorismo son frecuentes. De hecho, esto se hace evidente en los Liolaemidae, donde la filogenia muestra la existencia de hasta 18 herbivorizaciones independientes, comparadas con las de otros linajes donde no pasan en ningún caso de cuatro. Sorprendentemente, esta familia se distribuye mayormente entre lagartijas de pequeño tamaño y habitantes de climas templado-fríos, dos contraindicaciones para el surgimiento de linajes herbívoros.

Según Espinoza et al (2004), el surgimiento de especies herbívoras es esperable ecológica y fisiográficamente entre lagartos grandes de zonas cálidas, dos características que pudieron haberse dado en relación a la evolución de *K. avelasi*. Además, la mayor parte de los lagartos herbívoros viven en islas o en ambientes cálidos y secos, donde la abundancia de artrópodos también puede ser baja.

Aunque el análisis paleoambiental realizado sobre la Formación Candeleros en La Buitrera no muestra una particular falta de agua, hay evidencias de campos de dunas eólicas en el lado neuquino de la misma unidad (Spalletti y Gazzera, 1989), por lo que cierta aridez ambiental no debería descartarse en relación a *K. avelasi*.

En climas fríos, la ausencia de insectos podría también favorecer el herbivorismo. No obstante, dado que una alta temperatura corporal es un requisito ecofisiológico ineludible para el buen procesamiento y fermentación de la materia vegetal (Cooper, 2002), la presencia de liolaémidos herbívoros en climas fríos como la actual Patagonia argentina sólo puede correlacionarse con el pequeño tamaño de los mismos y su baja inercia térmica, que permite un calentamiento rápido cuando las condiciones son favorables.

Por ello, un lepidosaurio terrestre de gran tamaño presumiblemente herbívoro como *Kaikiaifilusaurus* sólo podría haber vivido en climas cálidos y mantener así una temperatura corporal alta. La temperatura corporal promedio de todos los lepidosaurios



herbívoros, incluidas las pequeñas liolaémidas, que son las más atípicas, se distribuyen entre los 35-40°C (Espinoza *et al.*, 2004).

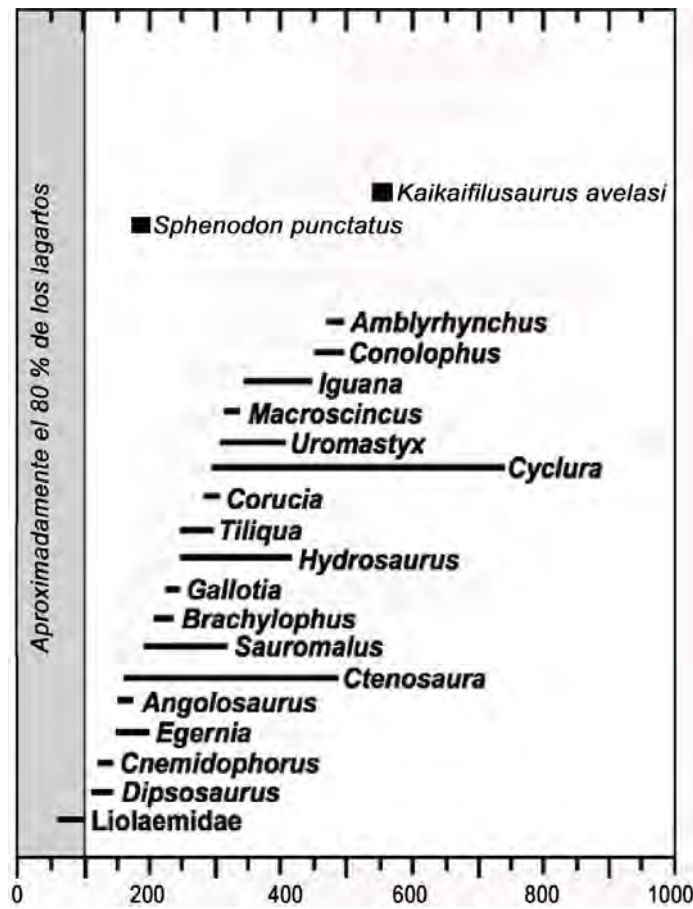


Gráfico 5. Tamaños corporales de lagartos herbívoros según la medida estándar SVL (snout-vent length, es decir, entre el hocico y el ano). La barra gris abarca los tamaños del 80% de los lagartos actuales. Se aprecia fácilmente el gran tamaño que comparativamente abarcan las especies de cada género de taxones herbívoros. En la parte superior se agregó al esfenodóntido supuestamente herbívoro *Kaikaifilusaurus avelasi* y, con fines comparativos, *Sphenodon punctatus*. Modificado de Espinoza *et al.* (2004).

De acuerdo a lo expuesto, el gran tamaño de *K. avelasi* es parte de la línea de evidencia que justifica su herbivoría. Si bien muchos de los mayores lepidosaurios son carnívoros, el estudio de los requerimientos energéticos de lacertilios extraíble de material vegetal (Pough, 1973) determinan que un lagarto herbívoro debe presentar un SVL mínimo de 15 cm. La misma línea de razonamiento puede aplicarse al estudio del



lagarto téido *Polyglyphanodon sternbergi* (Gilmore, 1942; Nydam *et al.*, 2000), donde los principales indicadores de herbivoría son “gran tamaño” y “dentición inusual”, dos características ampliamente cumplidas por *K. avelasi*, que muestra coronas expandidas de orientación transversal (Benton, 2000).

La presencia de un pico córneo también puede ser citada como evidencia de herbivoría, en especial si se trata de un pico en forma de cincel, como el de las tortugas terrestres (chisel-like), utilizado como evidencia de herbivoría en el caso de *Trilophosaurus* (Demar y Bolt, 1981).

**Carnivorismo y Necrofagia:** Muchos esfenodóntidos fósiles han sido considerados como carnívoros o insectívoros, tal como lo es el actual *Sphenodon*. La posible excepción la representan los eilenodontinos, considerados herbívoros. Como parte y mejor exponente de este grupo, *Kaikaifilusaurus avelasi* representa un interesante taxón para poner a prueba la dieta de estos reptiles.

La presencia de picos bien desarrollados se ha asociado generalmente al consumo de vegetales (Gow, 1978). Sin embargo, en el caso de las aves, en especial las raptorales, los picos, filosos y curvos, son utilizados en el corte de la carne de sus presas. El pico de *Kaikaifilusaurus avelasi*, de extremo único y aguzado, diferente del pico amplio y con forma de cincel que presentan las tortugas herbívoras, resulta muy semejante en su forma al de las tortugas carnívoras (e.g. *Macroclmys*, *Chelydra*) o algunas aves raptoras.

Adicionalmente, las mandíbulas profundas y los dientes amplios y resistentes recuerdan características de animales carroñeros (e.g. *Crocota*, *Pachyhyaena*) al ser comparados con los de carnívoros más típicos (e.g. *Panthera*, *Arctodyctis*). De hecho, los dientes de *Kaikaifilusaurus* son amplios pero también filosos en conjunto, recordando un serrucho (de ahí el nombre *Priosphenodon*, hoy sinónimo, proveniente de *prios*, serrucho). Entonces, la presencia de dientes de base amplia aunque filosos, un pico puntiagudo y firme, en asociación a miembros anteriores fuertes y largos, sugieren la posibilidad de que *Kaikaifilusaurus* haya sido carroñero, condición a la que adhiere ocasionalmente *Sphenodon*.

En el caso del arcosaurio *Trilophosaurus*, se ha propuesto que los juveniles eran carnívoros, en virtud de sus dientes filosos, mientras que en los adultos la dieta cambiaba radicalmente (Demar y Bolt, 1981).

Adicionalmente, las abultadas cámaras olfatorias que muestra *K. avelasi* son de gran tamaño como las de las aves carroñeras y también lo son los tractos olfatorios de su prosencéfalo. Los procesos posterodorsales del premaxilar de *Kaikaifilusaurus*, que proveen de una fijación muy sólida del premaxilar, proveen del soporte adicional necesario para el corte y rasgado de carne y cuero.

Como carroñero, *Kaikaifilusaurus* permitiría explicar la naturaleza oligoespecífica de la asociación tafonómica de La Buitrera (asociado a la presencia de huesos aislados y transportados de grandes herbívoros), la presencia de individuos de edades diversas, el gran tamaño alcanzado por ellos, sus caracteres morfológicos (robustez, terrestrialidad, pico agudo y estructuras olfatorias) y su rol ecológico. Sin embargo, la abundancia numérica de *Kaikaifilusaurus avelasi* podría también dar soporte a la hipótesis herbívora.

En suma, si bien no han sido hallados hasta el momento fitolitos entre los dientes de *Kaikaifilusaurus*, no es posible por el momento negar la condición herbívora de estos eilenodontinos.

#### 9.4.4. RECONSTRUCCION DE LA ANATOMÍA BLANDA

*“Había un artista que pintaba para el príncipe de Qi.*

*-Dígame – dijo el príncipe-, ¿cuáles son las cosas más difíciles de pintar?*

*-Perros, caballos y cosas semejantes-replicó el artista.*

*-¿Cuáles son las más fáciles?- indagó el príncipe.*

*-Fantasmas y monstruos- aseguró el artista-. Todos conocemos a los perros y a los caballos y los vemos a diario; pero es difícil pintarlos como son. Pero los fantasmas y los monstruos no tienen forma precisa y nadie los ha visto nunca; por eso es fácil pintarlos”.*

Han Fei Zi (-233)

##### 9.4.4.1. Sistema Vascular

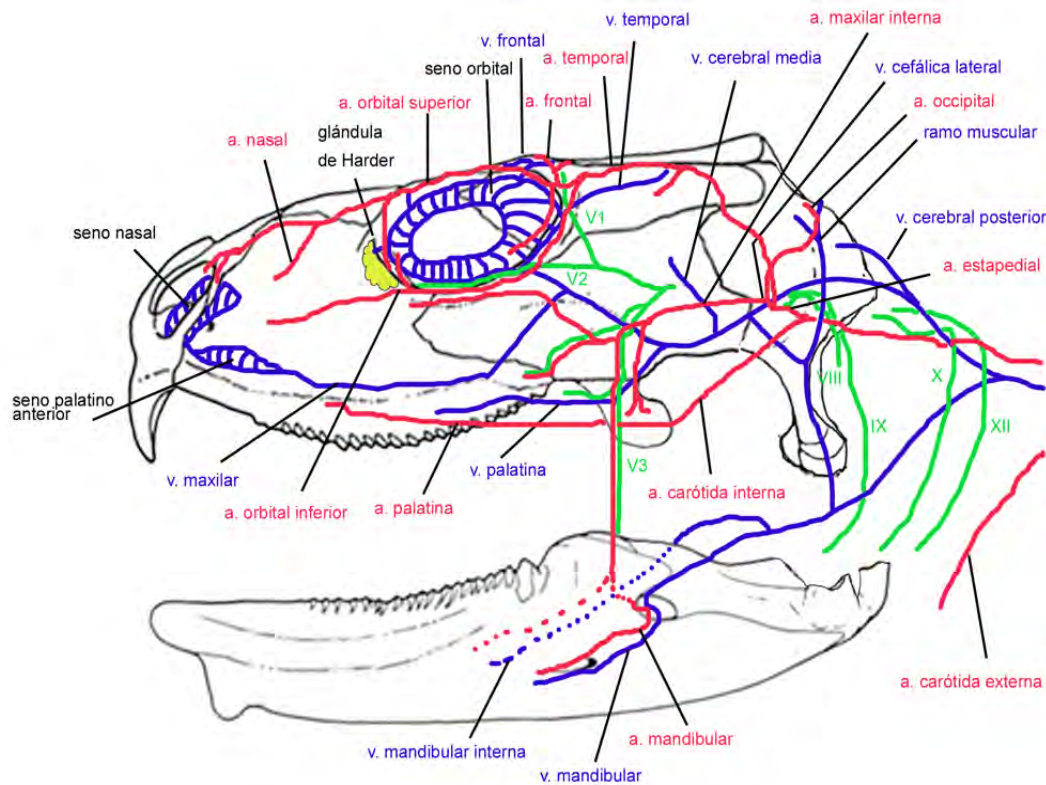


Figura 276. Reconstrucción de la distribución del sistema vascular en *K. avelasi* basado en la distribución en *Sphenodon* según O'Donoghue (1920).

#### 9.4.4.2. Musculatura de masticación

La musculatura de masticación de los amniotas ha sido abordada por innumerables autores. La clasificación más utilizada resulta ser la basada en la topología del trigémino (Luther, 1914). Esta clasificación se basa en la innervación del nervio craneano trigémino (V), clasificando a la musculatura en consecuencia a las ramas de este nervio (V1, oftálmica; V2, maxilar y V3, mandibular) en constrictor interno dorsal, aductor mandibular interno, aductor mandibular externo y aductor mandibular posterior.

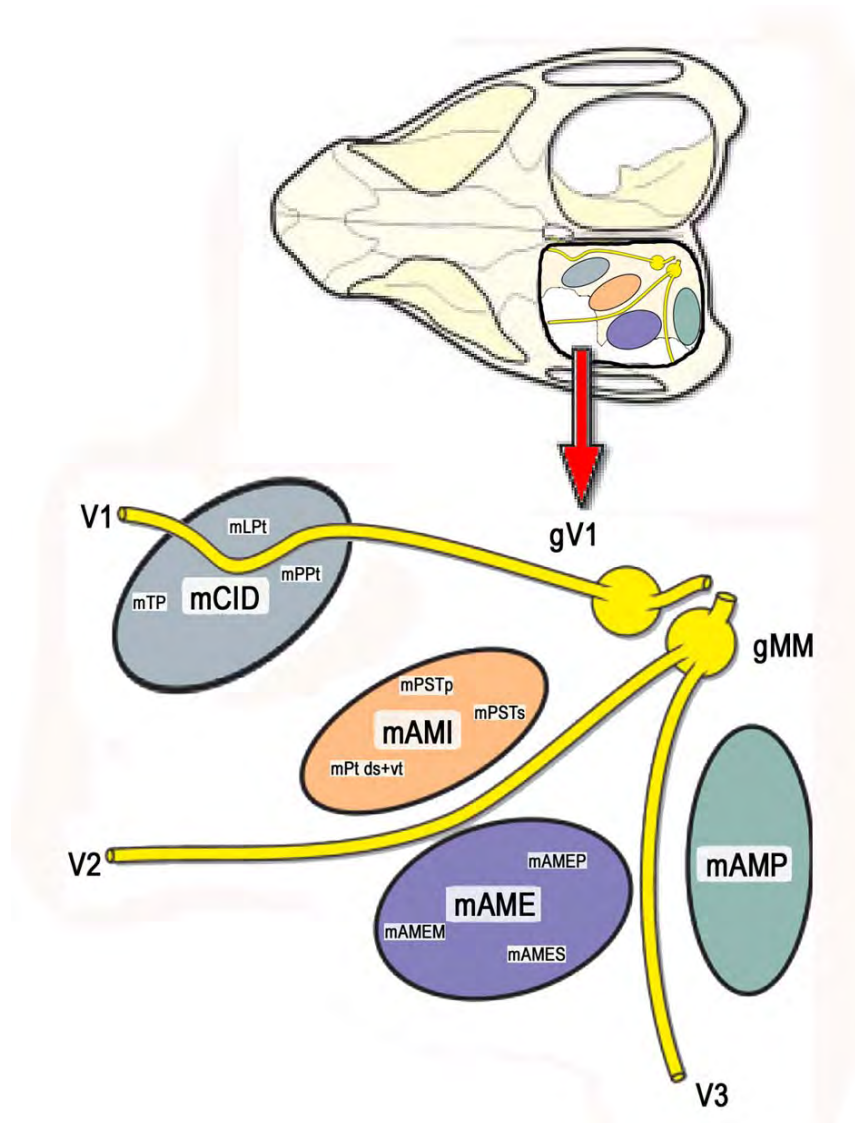


Figura 277. Relaciones de la musculatura temporal de innervación trigémina en *Sphenodon punctatus*. Modificado de Holliday y Witmer (2007) incorporando las correcciones de estos autores.

Unos pocos estudios (p/ej., Oelrich, 1956; Haas, 1973; Rieppel, 1987) han incorporado información adicional de estructuras. La revisión de Holliday y Witmer (2007) revisa dicha terminología mediante criterios topológicos múltiples y provee una firme base para su clasificación, que se sigue aquí. Si bien no ha sido pensada ni ejemplificada para esfenodóntidos (Holliday, com. pers.) puede ser fácilmente homologada.

Si bien tratar un tema tan extenso como la musculatura de masticación en relación a la osteología de una especie fósil como *Kaikiaifilusaurus avelasi* puede resultar excesivo para esta contribución, es importante como un aporte para entender las posibilidades dietarias del mismo, en especial en lo referente a la musculatura pterigoidea.

El presente estudio se apoya fundamentalmente en el trabajo de Gorniak *et al.* (1982) referente a la musculatura de masticación de lepidosaurios y particularmente de *Sphenodon punctatus*, que resalta la importancia de la musculatura pterigoidea, en particular el músculo conocido hasta el momento como *M. pterygoideus atypicus*, nombre cambiado por Holliday y Witmer (2007) a *pterygoideus dorsalis*, que se origina en el ala pterigoidea y se relaciona al movimiento anteroposterior de la mandíbula, presente en *Sphenodon* y que exige una retracción inicial durante el ciclo mandibular.

**Región temporal:** Mientras que en rincocéfalos basales la región temporal y postcoronoidea es corta, de sólo un tercio de la longitud craneana, indicando un centro de origen muy posterior para la musculatura aductora, en formas un poco más derivadas, incluso ya los clevosaurios triásicos, se expande notablemente.

Esa región temporal corta de las formas basales junto a una dentición parcialmente pleurodonte tiene un correlato en sus orígenes como insectívoros, ya que la posición posterior en la región temporal de los músculos aductores (de masa pequeña y fuerza intrínseca limitada), junto a un área postcoronoidea pequeña en la mandíbula, con un proceso coronoideo para su inserción muy cercano a la articulación mandibular (momento de fuerza corto), implican una posibilidad de mordidas veloces aunque débiles.

Los trabajos de Wu (1991, 2003) sobre la región temporal por medio del análisis del correlato óseo-muscular-funcional en lepidosaurios existentes han permitido sustentar la afirmación de que la estreptostilia del cuadrado en los escamados constituye un estado derivado, con un origen relacionado a la pérdida del *M. pterygoideus atypicus*,

una subdivisión anterior del *M. pterygoideus* presente también en tortugas y cocodrilos (ver más adelante). Según Wu (2003), la presencia de la porción anterior o atípica del *M. pterygoideus* (pterygoideo dorsal) es un estadio primitivo y puede ser deducible en reptiles fósiles por el tamaño del ala pterigoidea, elemento presente en escamados pero con una clara tendencia a su desaparición.

### Inserciones

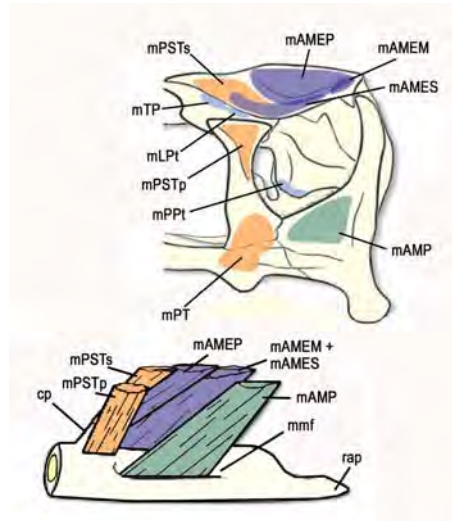


Figura 278. Puntos de origen e inserción de la musculatura temporal en *Sphenodon punctatus*. Modificado de Holliday y Witmer (2007). Se ha removido la barra supratemporal pero conservado el mAMES que se inserta en la misma barra.

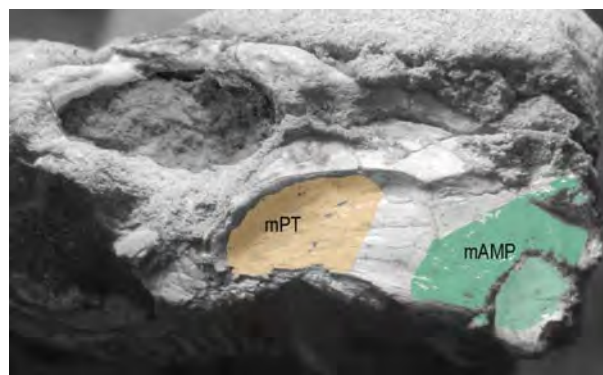


Figura 279. Inserción de los mismos músculos en *K. avelasi*, MPCA 308. Para la zona de inserción del mAMP, se ha mantenido un área conservativa, pero es posible que ocupara una mayor parte de la superficie del arco supratemporal. Para la inserción del mPT, sólo se ha representado parte de la inserción de su *pars ventralis* en el yugal, aunque también se inserta en el postorbital.

Hay dos grupos principales de músculos involucrados en la masticación, los cuales, según el modelo del trigémino pueden dividirse, según su innervación, en los grupos del trigémino y del facial.

**GRUPO DEL TRIGÉMINO (V):** Son aductores. Actúan en el cierre mandibular y el cinetismo craneano. En escamados varían según la forma y extensión del arco y fenestra supratemporal, con algunas diferencias en el origen muscular. La mayoría de los músculos aductores mayores del trigémino se insertan en un extenso tendón, la *bodenaponeurosis*, que se inserta a su vez en el hueso coronoideo y su vecindad en la mandíbula. Lo integran el *constrictor internus dorsalis* (asociado al cinetismo craneano) y el *intermandibularis anterior* (en el cuello).

**Grupo *Constrictor internus dorsalis*:** De profunda inserción en el cráneo, asociado al cinetismo craneano, si está presente. Debido al carácter derivado de su barra temporal inferior completa, el cráneo de *Sphenodon* es considerado como acinético, aunque se ha observado cierto grado de cinetismo en juveniles, donde la osificación de los huesos craneanos es incompleta (Frazzetta, 1983).

*Protractor pterygoideus*, desde el proótico y basiesfenoides, hacia el extremo posterior del ala pterigoidea.

*Levator pterygoideus*, desde la pared del parietal, a lo largo del epipterigoides, hasta el ala del pterigoides. Actúa en la dorsoflexión del hocico o compensando la movilidad de la unión basipterigoidea.

*Levator bulbi*, del globo ocular. En *Sphenodon* se divide en dos partes, dorsal y ventral. Una parte anterior del dorsal se inserta en la parte dorsolateral del palatino o en el pterigoides. Puede funcionar como retractor pterigoideo (en anfibios y serpientes) o como protractor del cuadrado (camaleones, con estreptostilia acinética, ver Rieppel, 1981).

La hipótesis de homología muscular actual utiliza información total de relaciones musculares, innervación, circulación y función. De ese modo, la propuesta de Holliday y Witmer (2007) propone la siguiente estructura para la musculatura aductora:



REGIONES	NOMBRE (por Holliday y Witmer, 2007)	PARTE	ABREV.	NOMBRE (por Haas, 1973)
REGIÓN PALATAL	<i>Aductor mandibularis internus</i>	<i>Pterygoideus dorsalis</i>	mPt ds	<i>Pterygoideus atypicus</i>
		<i>Pterygoideus ventralis</i>	mPt vt	<i>Pterygoideus medialis</i>
		<i>Pseudotemporalis profundus</i>	mPSTp	<i>Pterygoideus typicus</i>
		<i>Constrictor ventralis</i>		
	<i>Aductor mandibularis posterior</i>		mAMP	
REGIÓN TEMPORAL	<i>Pseudotemporalis superficialis</i>		mPSTs	<i>Pseudotemporalis superficialis</i>
	<i>Aductor mandibularis externus</i>	<i>Profundus</i>	mAMEP	<i>profundus</i>
		<i>Medialis</i>	mAMEM	<i>medialis</i>
		<i>Superficialis</i>	mAMES	<i>levator anguli oris</i>

Tabla 6: Relación entre la nomenclatura muscular de Holliday y Witmer (2007) con la de Haas (1973).

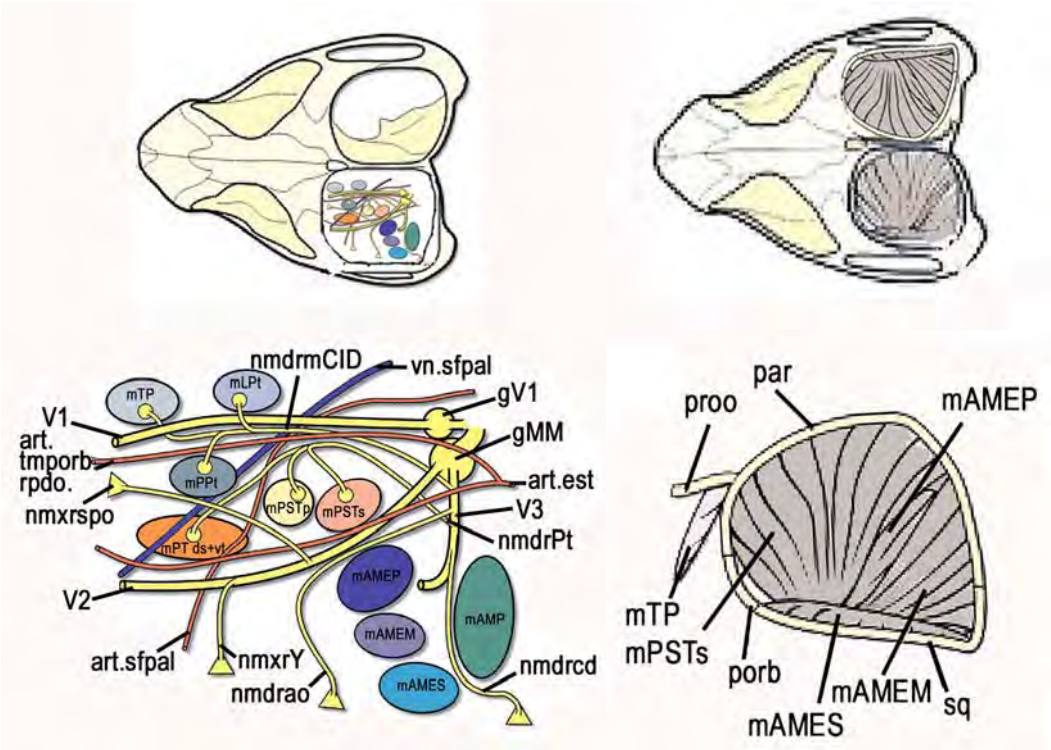


Figura 280. Relaciones de la musculatura temporal entre sí (derecha) y con la inervación trigémina y la circulación (izquierda) en *Sphenodon punctatus*, de acuerdo a la propuesta de Holliday y Witmer (2007).

## Región Palatal

**a. *Adductor mandibulae internus*:** En *Sphenodon*, es el músculo de posición medial a la rama maxilar del nervio V y lateral a los huesos del paladar. Incluye la musculatura pterigoidea y pseudotemporal.

**a.1. *Pterygoideus*:** Es el mayor aductor mandibular, en especial en lepidosaurios herbívoros. Normalmente posee dos ramas pero en el iguánido herbívoro *Uromastyx* presenta tres. En *Agama* y *Sphenodon* es pinnado y es utilizado tanto para la apertura como para el cierre de la boca (Gorniak *et al.*, 1982). El músculo se origina en el pterigoides y ectopterigoides y se inserta en el extremo posterior de la mandíbula, más precisamente en la superficie posteromedial, ventral a la cámara aductora y en la superficie ventral y ventrolateral de la región postcoronoidea, formando un bulbo muscular e incluyendo en él al proceso retroarticular.

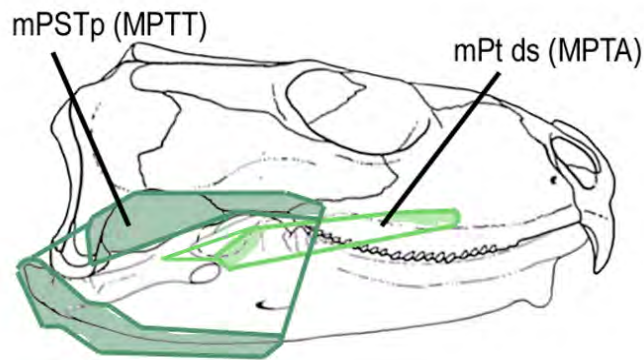


Figura 281. Ubicación de la musculatura pterigoidea sobre el cráneo de *K. avelasi* en base a *S. punctatus* y *Uromastyx*.

**a.1.1. *Pterygoideus dorsalis* (mPt ds)** de Holliday y Witmer, 2007 (*atypicus* de Haas, 1973 y Wu, 2003, MPTA o MPTAT). En los lepidosaurios, este músculo se origina en la superficie posterior ventral del septo interorbital y la superficie dorsal de la rama anterior del pterigoides, ectopterigoides y palatino (ventral al ojo). Se inserta en la superficie medial de la mandíbula, sobre la cara posteromedial del angular y articular, en una posición posteroventral respecto al hueso coronoides y sobre el borde anterodorsal de la cámara aductora, donde la ensanchada pared lateral del ala pterigoidea se acerca al proceso coronoides.

Según Wu (1991), mientras que 4/5 de sus fibras se insertan mediante un corto tendón en el margen posteroventral del proceso coronoideo, anterodorsalmente a la cámara aductora (o en el borde anterior de la misma, para Poglayen-Neuwall, 1953), el 1/5 restante se inserta mediante otro corto tendón al borde inferior de la cámara aductora, a nivel de la abertura medial del foramen mandibular, en la superficie medial de la mandíbula, ventral al hueso coronoideo.

El pterigoideo dorsal es un músculo pequeño, conocido en la literatura previa como pterigoideo atípico, que constituye la parte anterodorsal del pterigoideo en *Sphenodon*, aunque no en escamados. En aves, cocodrilos y tortugas existe como entidad individual y, de hecho, como único pterigoideo (Holliday y Witmer, 2007). En serpientes hay un músculo en esa posición pero probablemente derive del ventral (Haas, 1973).

En *Sphenodon* el pterigoideo dorsal se extiende primero posteriormente y luego cambia a dirección ventral contra la superficie posterodorsal del ala pterigoidea, que funciona como una troclea, tal como ocurre en cocodrilos y tortugas (Schumacher, 1973; Cong *et al.*, 1998), conociéndose en las últimas como proceso troclear (Wu, 2003). En *Sphenodon* y en *K. avelasi*, el ectopterigoides forma un puente convexo dorsalmente entre el maxilar y el palatino, que es recorrido por las fibras del músculo sorteando el espacio entre el extremo posterior del palatino y el pterigoides. De allí discurren medialmente por una depresión redondeada ubicada entre el pterigoides y ectopterigoides hasta su inserción medial en la mandíbula.

Según Wu (2003), la presencia del músculo pterigoideo dorsal (o pterigoideo atípico) es ancestral en reptiles (lo que explica su presencia en quelonios y cocodrilos) y, dada la inserción única en la parte anterior del ala pterigoidea, el buen desarrollo de la misma podría ser un buen indicador de la presencia o desarrollo del pterigoideo dorsal en reptiles fósiles. De hecho, la relación entre el ala pterigoidea y el tamaño de la fenestra subtemporal (tras el paladar), a través de la cual pasan otros músculos aductores, puede usarse como índice para la estimación del tamaño posible de este músculo en formas fósiles y, consecuentemente, de la habilidad de dichas formas en cuanto a los usos conocidos de ese músculo.

*El pterygoideus dorsalis* se relaciona al movimiento anteroposterior de la mandíbula, presente en *Sphenodon*, que exige una retracción inicial durante el ciclo mandibular.

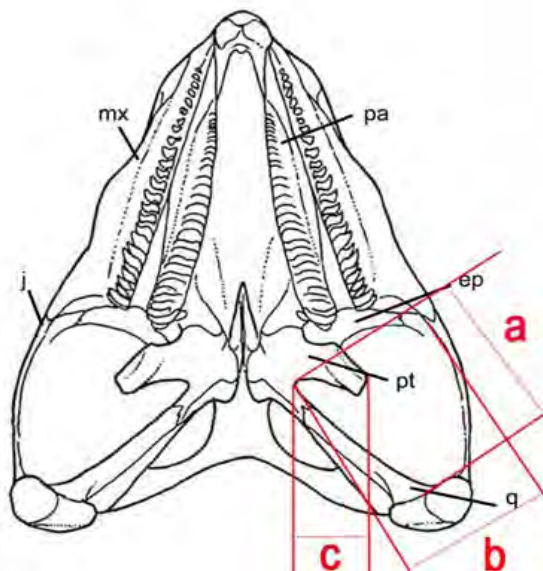


Figura 282. Evaluación de la relación entre el ala pterigoidea y la fenestra subtemporal de *Kaikaifilusaurus* con el fin de evaluar la importancia de su *M. pterygoideus atypicus*, un músculo que habría sufrido una reducción a lo largo de Sphenodontia.

En *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus* la relación entre el ala pterigoidea y la fenestra subtemporal es muy alta, de cerca del 50% (Wu, 2003), mucho mayor que la de *Sphenodon*, que presenta una masa muy pequeña para este músculo (unos 2,2% del peso húmedo total de los músculos aductores, Gorniak *et al.*, 1982). En formas intermedias como *Brachyrhinodon*, *Clevosaurus* y *Homoeosaurus*, el tamaño es intermedio, mientras que en el lepidosauromorfo basal *Youngina* (Evans, 1984; Benton, 1985), la relación es mucho menor.

En *Sphenodon* el ala pterigoidea es muy pequeña, especialmente si se la compara con la de los cocodrilos. Coherentemente, en escamados (excepto serpientes) el ala pterigoidea es mínima o inexistente y carecen de pterigoideo dorsal, lo que muestra una tendencia general a la desaparición de este músculo en los Lepidosauria (Wu, 2003). Esta tendencia parece estar de algún modo relacionada a una disminución en la dentición transversa pterigoidea (Mahler, 2006) y un cambio en el mecanismo de alimentación del clado. Asimismo, la curvatura lateral del arco infratemporal (incompleto o completo) habría permitido a los elementos dorsales de la musculatura aductora, con su mejor posición como para un funcionamiento aductor, alcanzar la superficie lateral de la mandíbula directamente, sin la intervención de trocleas en el hueso.

	Ancho del ala pterigoidea/fen. subtemporal
<i>Youngina</i>	56,7
<i>Ctenosaura</i>	-
<i>Gephyrosaurus</i>	50,6
<i>Diphydontosaurus</i>	50,1
<i>Planocephalosaurus</i>	41,4
<i>Palaeopleurosaurus</i>	41,7
<i>Brachyrhinodon</i>	45,7
<i>Clevosaurus hudsoni</i>	45,9
<i>Clevosaurus wangi</i>	40,4
<i>Clevosaurus mcgilli</i>	43,0
<i>Clevosaurus bairdi</i>	-
<i>Homoeosaurus</i>	39,7
<i>Sphenodon</i>	37,7
<i>Kaikiaifilusaurus</i>	$(12/25) \cdot 100 = 48$

Tabla 7. Relaciones entre el ancho del ala pterigoidea ver C (Fig. 282) y la fosa subtemporal, promedio entre el largo máximo (A) y el ancho de la fenestra subtemporal (B). Modificado de Wu (2003).

En aquellos reptiles que han retenido un ala pterigoidea y su pterigoideo dorsal, tal como en *Sphenodon*, la mandíbula puede moverse anteroposteriormente, retrayéndose primero durante el ciclo de de movimiento mandibular. Asimismo, la pérdida del pterigoideo dorsal estaría intimamente ligada a la liberación del cuadrado y origen de la estreptostilia.

**a.1.2. *Pterygoideus ventralis* (mPt vt) de Holliday y Witmer, 2007**(=*medialis* de Oelrich, 1956). En los lepidosaurios se origina en la superficie ventral y medial del proceso ectopterigoideo del pterigoides y el proceso ventromedial del cuadrado, con una aponeurosis propia. Según Holliday (com. pers.), este músculo es parcialmente

equivalente al *pterygoideus typicus* de Haas (1973) y difícil de homologar en un esquema basado en arcosaurios como el de Holliday y Witmer (2007).

Este músculo, la parte más gruesa del pterigoideo, que pasa de ser paralelo a bipinnado, se inserta en el extremo posterior de la mandíbula, un poco anterior a la inserción de su parte dorsal.

Parte del mismo se inserta también en la superficie ventrolateral del angular y articular, así como en la superficie lateral del yugal y postorbital, una región particularmente amplia en *K. avelasi*. En *Sphenodon*, forma una franja sobresaliente en la parte posterior del techo de la cavidad oral.

**a.2. *Pseudotemporalis*.** En la mayoría de los diápsidos presentan dos partes, la superficial, que forma parte de la región temporal y la profunda, que forma parte de la región palatal. En gekkos y serpientes, sólo conservan el profundo.

**a.2.1 *Pseudotemporalis profundus*** (mPSTp) de Holliday y Witmer (2007) (parcialmente equivalente al *pterygoideus typicus* de Haas, MPTT en su parte medial y al *pseudotemporalis profundus*, MPSTP, de Haas).

Considerando su parcial equivalencia con el *M. pterygoideus typicus* de Haas (1973), se trata en *Sphenodon* del mayor músculo mandibular (41,4% del peso húmedo de toda la musculatura aductora, según Gorniak *et al.*, 1982).

En los lepidosaurios se origina en la superficie lateral del epipterigoides y proótico y se inserta en la superficie dorsomedial del surangular y coronoides.

Según Haas (1973), en *Sphenodon* presenta dos partes: Una, la lateral, (la más larga), se origina en la zona anteroventral del parietal y anterodorsal del epipterigoides y se inserta en el coronoides. La parte medial se origina en la región anterior del epipterigoides y posterior del basicráneo. Se inserta en la superficie ventromedial del dentario, ventral al coronoides. En *K. avelasi*, donde la región de inserción muestra una gran concavidad en el hueso para este músculo, que debió ser de gran volumen.

En conjunto, el *pseudotemporalis profundus* actúa en el movimiento de la mandíbula en dirección anteroposterior durante la etapa de corte generando importantes fuerzas, dirigidas en una línea de acción predominante horizontal anteroposterior por el cuadrado fijo. También posee un componente menor vertical y horizontal, por lo que actúa en el aplastamiento del alimento.





**d) *Adductor mandibulae externus* (mAME):** Ubicado entre o a los lados de las ramas mandibulares y con una rama al maxilar (V2 y V3). Presenta varias partes.

**d.1. *Profundus* o mAMEp (MAEMD de Haas, 1973).** Se origina en el basicráneo y se dirige hacia la bodenaponeurosis, con algunas fibras entre el cuadrado y el surangular. Presenta una cabeza lateral que se origina en la superficie posterolateral del proótico y una cabeza medial que surge de la superficie anteroventral. Se insertan en la superficie posteromedial de la aponeurosis basal.



Figura 284: *K. avelasi*. Posición del mAMEp entre la musculatura que se origina en el borde interno de la fenestra supratemporal (abajo, izquierda) y clasificación entre los músculos de innervación trigémina (arriba, derecha).

**d.2. *Superficialis* (mAMEs).** Llena la parte lateral de la fosa ventral y abulta la parte posterior de la mandíbula. Se halla cubierto por la facia temporal inferior. Se extiende desde la superficie medial del escamoso y postorbital. Bajo el yugal se curva en dirección medial para insertarse lateralmente en el dentario, tras la zona dentada, con fibras superficiales mas profundas que se dirigen hacia la zona inferior y otras profundas hacia la zona dorsal.

Su buen desarrollo en escamados es ancestral. En rincocéfalos basales como *Gephyrosaurus* y *Diphydontosaurus*, la barra infratemporal plesiomórficamente incompleta sugiere que la porción lateral del MAMEP se extendía lateralmente para su inserción en la superficie lateral de la mandíbula, pero no se hallaba tan bien desarrollado como en los linajes más derivados. Si bien estructuralmente no son muy diferentes del presente en el iguánido *Ctenosaura*, que carece completamente del arco infratemporal, en los escamados el mAMEp es de mayor desarrollo que en los rincocéfalos basales.

En esfenodóntidos corona como *Sphenodon* y *Kaikaifilusaurus* el músculo tiene mucha libertad para expandirse en relación a la curvatura de la barra temporal inferior o

de la parte ventral de la superior, que permiten el paso de este músculo y su fijación en la superficie lateral de la mandíbula. En *Kaikaiifilusaurus*, con una fenestra subtemporal proporcionalmente de menor tamaño que en *Sphenodon*, el mAMEp, aunque bien desarrollado, habría sido menor que en el último.

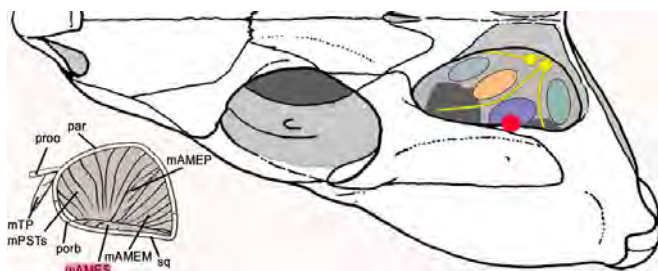


Figura 285: *K. avelasi*. Posición del mAMES entre la musculatura que se origina en el borde interno de la fenestra supratemporal (abajo, izquierda) y clasificación entre los músculos de innervación trigémina (arriba, derecha).

Según Rieppel y Gronowski (1981), habría una relación entre un aumento de la musculatura aductora externa y la pérdida de la barra infratemporal en diápsidos. Así, la pérdida de al menos la parte posterior (cuadradoyugal) de la barra daría lugar a un mayor desarrollo de una expansión de la capa posteroventral de la musculatura aductora externa, que se inserta en la superficie lateral de la mandíbula. Tal desarrollo debería incrementar la fuerza aductora.

### d.3. *Superficialis o levator anguli oris* (MLAO) de Haas, 1973).

En *Sphenodon* se origina en el arco temporal inferior, en la cara medial del yugal (Poglayen-Neuwall, 1953) o en una breve área en la superficie anteromedial del postorbital, casi sobre la sutura con el postfrontal, aunque también puede fijarse a una fascia aductora superficial (Haas, 1973). En escamados, carentes del arco inferior, se fija en el superior o en la fascia dorsolateral, sobre otros músculos (en aquellos de arco superior reducido). En arcosaurios está ausente (Haas, 1973). Se inserta en la esquina de la boca en la placa rictal o *mundplatt*.

En *K. avelasi*, carente del arco temporal inferior, se habría insertado en la amplia superficie medial del yugal y del postorbital.

*Retractor anguli oris (MRAO)*. Se origina en el escamoso o sus adyacencias sobre el cuadradoyugal y yugal, en la región posteroventral de la fosa temporal inferior, aunque nunca sobre el arco mismo.

**d.4. Medialis o mAMEM (MAMEM, MAEMa/b/c).** Es este el mayor aductor temporal, responsable del abultamiento de la fenestra supratemporal. Sus variaciones en las especies se dan en concordancia al desarrollo relativo del arco supratemporal.

Se origina en la región posteromedial del arco supratemporal, la superficie anterolateral del escamoso o directamente en la pared de la caja craneana, dirigiéndose hacia su inserción a los lados de la bodenaponeurosis o sobre la mandíbula tras el coronoides, en la superficie dorsolateral del surangular.

Todas las subdivisiones de este aductor se insertan en la aponeurosis basal, bajo el *superficialis* s.s. de Haas (1973), donde se insertan también los aductores mandibulares que corren por el margen dorsal del coronoides y la región postcoronoidea. El *medialis* presenta tres cabezas, la ventrolateral, la anteromedial y la posterior.

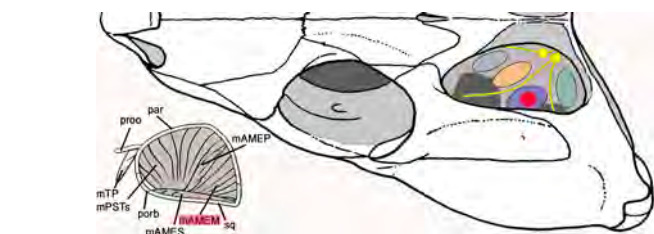


Figura 286: *K. avelasi*. Posición del mAMEM entre la musculatura que se origina en el borde interno de la fenestra supratemporal (abajo, izquierda) y clasificación entre los músculos de innervación trigémina (arriba, derecha).

La cabeza ventrolateral (mAMAEMa de Haas), la mayor, se ubica en la región posterolateral y posteroventral del parietal, así como sobre la superficie anterior del proceso dorsal del escamoso.

La cabeza anteromedial (MAMAEMb de Haas) se ubica sobre la superficie dorsolateral del parietal. En dirección ventral sus fibras se afinan y terminan insertándose en el extremo anterodorsal de la aponeurosis basal.

La cabeza posterior (MAMAEMc de Haas) se ubica en la superficie posterolateral del parietal, así como en la superficie anterodorsal del escamoso, de

donde pasan como fibras profundas hasta la barra del postorbital y se relacionan con el *profundus* (*superficialis* s.s. de Haas, 1973).

Otro músculo aductor inervado por el trigémino habría sido el *adductor mandibulae anterior* o *intermandibularis anterior*.

GRUPO DEL FACIAL (VII): *depressor mandibularis* (mDM), *intermandibularis* posterior (mIMD), *constrictor* o *sphincter collii* (mSC). Abren las mandíbulas y constriñen la faringe (Ostrom, 1962).

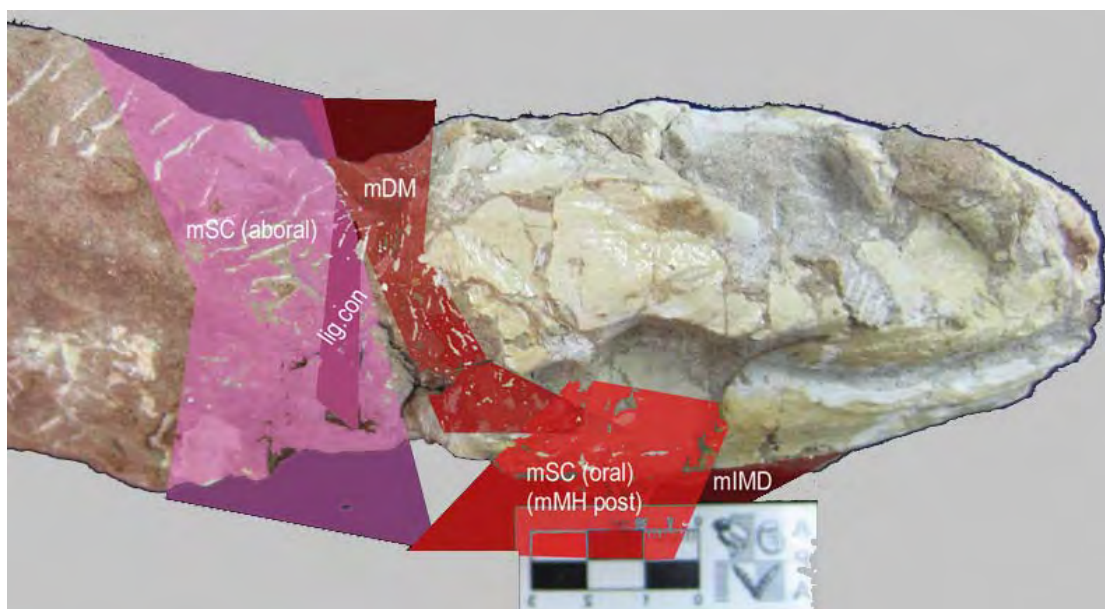


Figura 287. *K. avelasi*. MPCA 324. Especimen en vista lateral mostrando las posiciones de la musculatura del cuello y masticación inervada por el nervio facial.

El *depressor mandibulae* (mDM) presenta dos partes. La parte anterior es responsable de la apertura lenta de la boca efectuada para reducir el alimento. Estas fibras verticales se insertan en posición posterior a la articulación cuadrado-articular. La parte posterior, ubicada sobre el límite posterior de la mandíbula, posterior a la articulación, es responsable de la apertura rápida de la boca en *Sphenodon* y *Uromastyx* (Throckmorton, 1978).

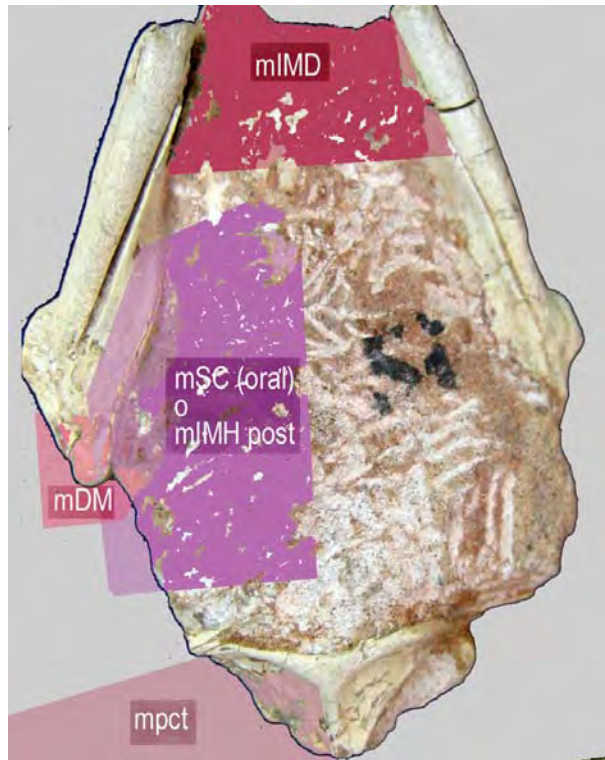


Figura 288. *K. avelasi*. MPC 315. Especimen en vista ventral mostrando las posiciones de la musculatura del cuello y masticación, así como la inserción del músculo *pectoralis* en los flancos de la interclavícula y clavículas.

**Grupos funcionales:** El alimento es comprimido y cortado por medio del segundo y tercer grupo.

**1. Grupo de cierre y compresión:** Fuerzas de cierre, responsables del inicio del cierre de la boca y el aplastamiento y compresión de la presa. Están integrados por el ***adductor mandibulae externus profundus*** (mAMEp o MAEMD de Haas), el ***pseudotemporalis superficialis*** (mPSTs) y el ***adductor mandibulae externus profundus (pars superficialis)*** mAMEs de Haas, 1973).

En *Kaikiaifilusaurus*, la ausencia de la barra infratemporal, así como la adquisición de un arco temporal superior extenso y profundo proveen más espacio para la inserción de la musculatura aductora (especialmente el M. *adductor superficialis externus*).

**2. Grupo de compresión y corte:** Genera fuerzas de compresión durante el aplastamiento de la presa pero continúan ejerciendo su esfuerzo cooperando para el

corte. Integrados por el *pseudotemporalis profundus* (mPSTp) y el *pterygoideus dorsalis* (*atypicus* de Haas o MPTA).

**3. Grupo de corte:** Fuerzas en la mandíbula dirigidas anteriormente. Integrado por el *pterygoideus typicus* (parcialmente *pseudotemporalis profundus* y *pterygoideus ventralis*).

**Modos De Ingestión:** En *Sphenodon punctatus*, el modo de ingestión se ha estudiado mediante técnicas de filmación de alta velocidad y medición de actividad eléctrica (EMG) registradas por Gorniak *et al.* (1982) y Schwenk (2000). Como generalidad se destaca una masticación muy asimétrica con frecuentes cambios de lado.

El procesamiento del alimento en *Sphenodon* es único entre los reptiles vivientes y se compone de los siguientes pasos:

- 1) **Manipulación y muerte de la presa.** Efectúa un par de mordiscos en insectos, varios en mamíferos o aves con el fin de manipular y matar a la presa.
- 2) **Movilización del alimento.** Si la presa es pequeña, es movilizada a una esquina mediante la lengua. Si es mayor, mediante rápidos movimientos de la cabeza e inercia, la presa es ubicada transversalmente en la boca donde recibe el corte simétrico de ambas hileras dentarias. Si partes de la presa quedan fuera de las hileras dentarias tras la manipulación, son cortadas y desechadas.
- 3) **Ciclos de masticación.** Efectúa 2 a 4 ciclos de masticación (o 4 a 7 en presas mayores. En el caso particular de los esfenodontinos, que presentan caniniformes y el primer diente palatino como una herramienta de empalamiento, la presa queda fija contra el cráneo, por lo que las mandíbulas quedan libres y se deslizan cortando y triturando adelante y atrás mediante la acción glenoidea. La presa es triturada durante SC-PS, cuando las mandíbulas son retraídas para el cierre total de la boca; luego comienza la fase de corte, cuando la mandíbula es desplazada hacia adelante (en el caso de presas mayores, éstas son un poco enrolladas). La etapa termina con el corte cuando la mandíbula se encuentra algo deprimida.
- 4) **Reubicación.** La comida es reubicada por la lengua entre los dientes o, si la presa es mayor, primero actúa la inercia y luego utiliza la lengua.
- 5) **Repetición de ciclos de masticación.**

La actividad muscular durante el procedimiento puede describirse a través de los siguientes puntos (según Gorniak *et al.*, 1982):

El cierre inicial de las mandíbulas durante la masticación es conducido por *mAMEs*, *mAMEp* y *PSTs*. Para el aplastamiento se adiciona la actividad del *PSTp* y pterigoideos. La fase de corte es dirigida por el *pterygoideus dorsalis* (o atípico), cuyas fibras anteriores se insertan en la mandíbula actuando como protractor.

Para la ingestión las mandíbulas se abren por acción bilateral del *depressor mandibulae*, mediante el *adductor externus superficialis* (parte anterior) por un lado y el *adductor externus superficialis* (parte posterior) por otro, junto con la parte medial, el *pseudotemporalis superficialis* y varias partes del complejo pterigoideo.

La actividad máxima de los aductores tiene lugar en el momento en que los dientes contactan entre sí y la presa es triturada.

## 9.5. ENCEFALIZACIÓN, ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS Y ETOLOGÍA

---

**Molde Endocraneano:** De uno de los ejemplares de *Kaikaifilusaurus* pudo recobrase un molde endocraneano. Este sorprendente material muestra el prosencéfalo y parte del mesencéfalo, con lóbulos ópticos bien desarrollados.

En el prosencéfalo, la región telencefálica muestra un importante desarrollo de los tractos olfatorios que, ligados al gran desarrollo de cámaras nasales, sugieren una muy desarrollada olfacción.

Estudios con respecto a la encefalización de *Sphenodon punctatus* en comparación con 40 especies de lagartos (Platel, 1989), demuestran que mientras que en los últimos el índice de encefalización es de 100, en *Sphenodon* es de 70.2, cercano al de los escamados Cordylidae.



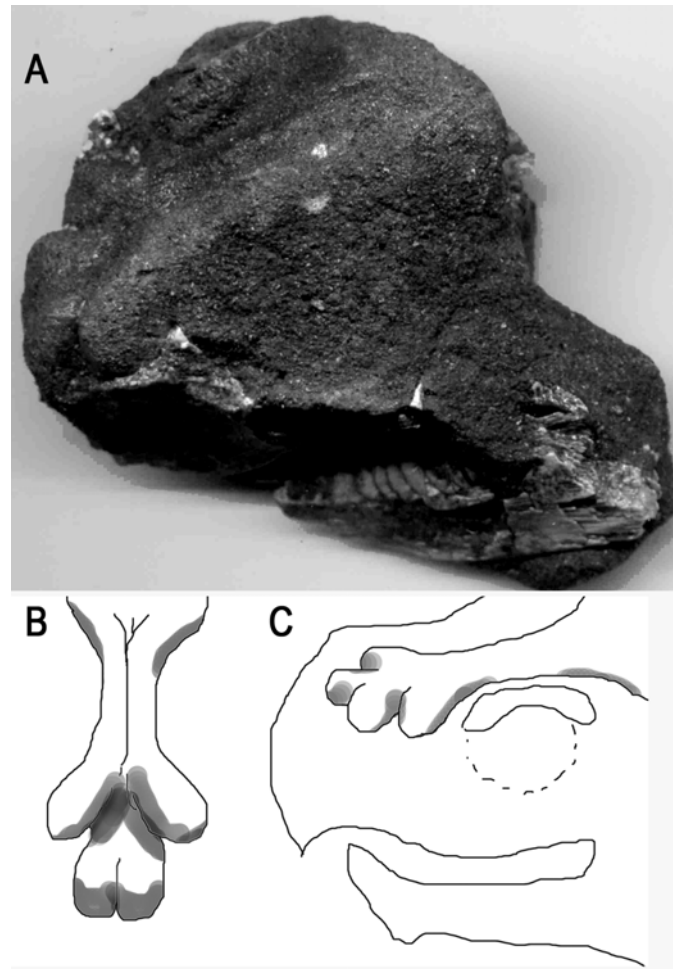


Figura 289. *Kaikaifilusaurus avelasi*. Molde endocraneano en vista dorsolateral izquierda (A) y esquemas en vista dorsal (B) y dorsolateral (C).

El valor tomado es estable según las distintas regiones del cerebro. *Sphenodon* destaca, sin embargo en el desarrollo de las regiones del epitálamo (359), tálamo dorsal (118) y cerebelo (121), lo que redunda en características de su olfacción, vision y locomoción (Platel, 1989).

*Sphenodon* difiere en su estructura cerebral de la mayoría de los reptiles vivientes. En tortugas, cocodrilos, lagartos y serpientes, hay una masa de núcleos celulares, conocidos como cresta ventricular dorsal (DVR), que contiene distintos grupos celulares tálmoreceptores visuales y auditivos. En *S. punctatus*, en cambio, la DVR no se organiza en grupos celulares sino que posee una citoarquitectura trilaminar semejante a la del cortex del telencéfalo reptiliano, aunque preservando las funciones (Reiner y Northcutt, 2000).

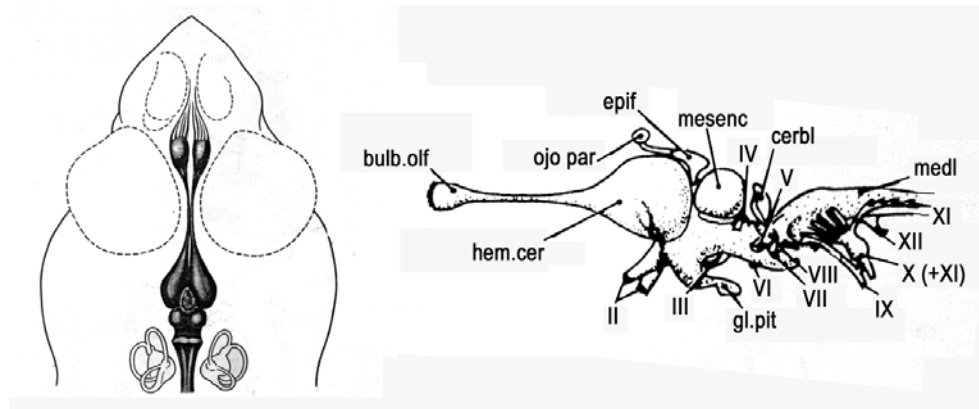


Figura 290. *Sphenodon punctatus*. Relaciones topográficas y forma del cerebro, globos oculares y aparato auditivo (Modificado de Dawbin, 1980). A la derecha, diagrama del cerebro en vista izquierda mostrando las salidas nerviosas (Modificado de Bellairs, 1950, pag. 334).

**Audición:** Entre las peculiaridades de los esfenodóntidos puede considerarse de importancia que *Sphenodon*, único esfenodóntido viviente, carece de oído externo y su membrana timpánica no es funcional (Gans y Wever, 1976). Por otro lado, el oído interno está bien desarrollado, con una membrana tectorial conectada a una placa tectorial que se extiende a lo largo de la coclea, lo que indica claramente que el resto de su sistema auditivo es funcional y la pérdida de parte de él puede haber ocurrido en alguna etapa relativamente reciente de la evolución del linaje.

En *Sphenodon*, la falta de membrana timpánica queda reflejada en los huesos de la región del cuadrado que, en comparación con otros lepidosaurios, parece hallarse atrofiado. Esta idea surge además por el gran tamaño proporcional del foramen cuadradoyugal, que ocupa casi el 50% de la extensión dorsiventral del cuadrado, a diferencia de los demás lepidosaurios. Si bien el sistema columelar está presente, la misma surge de la fenestra ovalis pero queda presionada contra el cuadrado, impidiendo su vibración.

La medición de potenciales cocleares sobre especímenes vivos de *Sphenodon punctatus* ha demostrado una sensibilidad de 100-900 Hz, sorprendentemente buena para tonos bajos, con picos de respuesta a 200-400 Hz, a pesar de su carencia de oído externo y membrana timpánica funcional (Gans y Wever, 1976). Como es de esperarse, la región de mejor sensibilidad se corresponde con los componentes de frecuencia principales de las vocalizaciones de *Sphenodon* (Gans y Wever, 1976).

Sin embargo, el oído de *Sphenodon* es una particularidad. Si bien en *Homoeosaurus*, la región del cuadrado es similar, y Robinson (1973) sugirió la posibilidad de que la mayoría de los esfenodontes desde el Triásico careciera de membrana timpánica, *Clevosaurus* y muchos más esfenodóntidos muestran una estructura auditiva que difiere de la de *Sphenodon*.

En el caso de *K. avelasi*, así como ocurre en *Clevosaurus hudsoni*, el borde ventral del supratemporal y parte del escamoso forman una curva que se continua a lo largo del borde lateral del cuadradoyugal. Este margen curvo habría permitido alojar una membrana timpánica de buen tamaño. No obstante, el borde cerrado y elevado del proceso retroarticular indican que o bien la membrana timpánica tenía una forma de lágrima invertida que se afinaba ventralmente o se encontraba inutilizada.

En lagartos modernos, la cresta timpánica de la concavidad del cuadrado forma cerca de la mitad del contorno de la membrana. La altura dorsoventral del cuadrado y el grado de curvatura anterior de su margen lateral óseo permite cierta medición del tamaño de la membrana.

En lepidosauromorfos basales el borde ventral del escamoso y borde posterior del cuadradoyugal se curvan de modo tal que sugieren que esos huesos formaban parte de la membrana timpánica (Robinson, 1973). En *Kuehneosaurus*, la membrana la formaban la cresta timpánica del cuadrado y el borde ventral del escamoso.

El tamaño de la membrana se ha incrementado fuertemente en los escamados. En este sentido, Robinson (1973) sugirió que el aislamiento de los huesos craneales provisto por la fenestra infratemporal abierta, la junta sinovial de la mandíbula y el cartílago intercalar del cóndilo cefálico del cuadrado, habrían contribuido a aislar el sistema acústico que se desarrollaba basado en la membrana timpánica.

En los lepidosaurios, la columela puesta en movimiento por la vibración de la membrana timpánica transmite el movimiento hasta la *fenestra ovalis*, que se curva hacia dentro y fuera alternadamente, induciendo a los fluidos internos a transmitir la vibración. Es decir, funciona como transformador acústico permitiendo el paso de la vibración sonora entre el aire (poco denso e inelástico) y un líquido (más denso y elástico), aumentando la presión de las ondas.

En los escamados, la misma se transmite a una segunda porción flexible del sistema, la ventana redonda o *fenestra rotunda*, que compensa el movimiento excesivo de la primera membrana en sentido opuesto. No obstante, en *Sphenodon*, una parte no

osificada de la pared interna de la cápsula ótica y el gran foramen del vago (X) realizan los movimientos compensatorios del oído interno.

Según Wu (1991, 1994), los esfenodontes fósiles preservan una fenestra rotunda y la disminución en el sistema sería propia de *Sphenodon* y tal vez el eupropalinal *Pleurosaurus*. No ha podido determinarse la presencia de fenestra rotunda en *K. avelasi*.

En el caso de los fósiles, uno de los más importantes indicadores registrables es el tamaño de la membrana timpánica. Si bien la membrana en si no se preserva, sí lo hacen sus bordes. Una mayor membrana timpánica incrementa la agudeza en la recepción de los sonidos (Robinson, 1973).

### Olfación y vomerolfación

Mientras que la olfacción provee información sobre ambiental y alimentaria, la vomerolfación permite el procesamiento de información obtenida de feromonas. La misma es importante en el mantenimiento de territorios, en la obtención de pareja y en la identificación individual. La vomerolfación también detecta moléculas que no son feromonas, como la cutícula de colágeno azucarado de las lombrices (Crocco, en prensa).

El sistema vomeronasal capta moléculas-señal específicas que identifican congéneres o presas, con un papel de importancia en la coordinación de ciclos reproductivos, la respuesta neuroendócrina y en la ejecución de conductas reproductivas, estereotipadas y específicas (Cooper y Burghardt, 1990).

En *Sphenodon*, la vomerolfación es mediada por inhalación y no por movimientos de la lengua como en escamados (Schwenk, 2000).

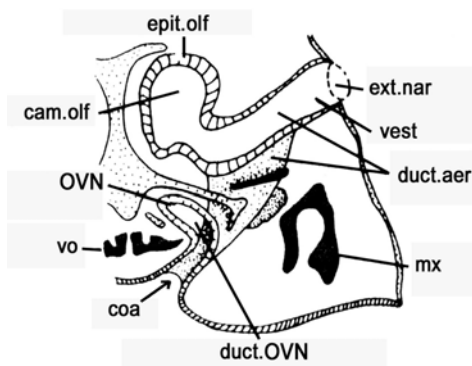


Figura 291. Esquema representando una sección transversal del pasaje nasal y órgano vomeronasal en *Sphenodon punctatus*. Modificado de Bellairs y Boyd, 1950, pag. 293.

El órgano vomeronasal (OVN) (Bellairs and Boyd, 1950; Parsons, 1970) es un órgano de olfacción accesorio presente en lisanfibios, tortugas, lepidosaurios y mamíferos (Matthes, 1934; Parsons, 1959, 1970) cuyas relaciones de homología entre tetrápodos son aún conflictivas (Parsons, 1959, 1970; Gauthier *et al.*, 1988).

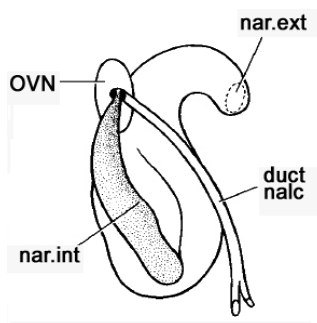


Figura 292. Esquema de la cavidad nasal de *Sphenodon punctatus* mostrando el ducto nasolacrimal y el OVN en vista ventral. Modificado de Bellairs y Boyd (1950).

En los lepidosaurios, el OVN se halla estrechamente relacionado al septomaxilar. En *K. avelasi*, aunque el hueso septomaxilar no ha podido ser detectado, la descripción de los vómeres permitió identificar facetas para el septomaxilar.

En *Sphenodon*, de hecho, la región rostral del OVN esta inserta en una cápsula cartilaginosa en el extremo anteromedial de la coana, dorsal al vómer, y la parte mas anterior de la capsula queda parcialmente cubierta por el ala medial del septomaxilar (Broom, 1906; Fuchs, 1911; Malan, 1946; Bellairs and Kamal, 1981), sin embargo, la asociación es menor que la existente en escamados.

En *Sphenodon* y otros lepidosaurios, el ducto vomeronasal abre en la esquina anteroventral del tubo coanal y el OVN queda así comunicado con las cavidades oral y nasal (Broom, 1906; Hoppe, 1934; Pratt, 1948; Bellairs y Boyd, 1950; Parsons, 1970). En *Sphenodon* el ducto es de doble acceso, pero no hay datos empíricos que permitan clarificar la ruta por la que los químicos alcanzan el OVN en *Sphenodon*.

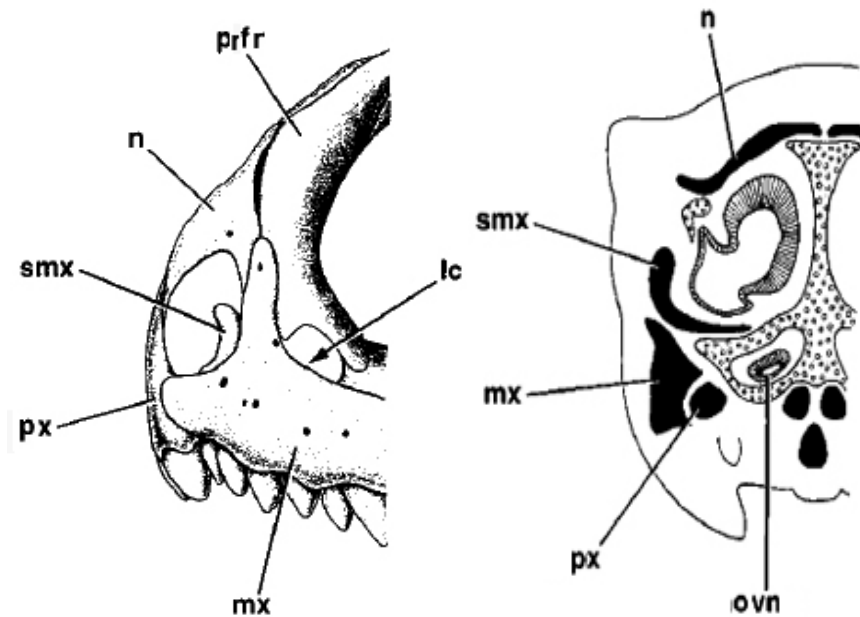


Figura 293. Ubicación del septomaxilar en juvenil de *Sphenodon* (izq) y corte transversal de la región del OVN en *Sphenodon*.

En *Sphenodon* el conducto nasolacrimal abre a la coana interna, pasando su extremo rostral por detrás del septomaxilar (Broom, 1906; Fuchs, 1911), tal como en amniotas basales.

**Visión:** En *Sphenodon*, los ojos pueden enfocar en forma independiente (Schmid *et al.*, 1992). Presentan *tapetum lucidum*, una capa refractante ubicada detrás de la retina y una membrana nictitante.



Figura 294. *Sphenodon punctatus*. Ojos. Tomado de <http://www.sanctuary.org.nz/restoration/forest/tuatara/tuatara-facts.html>.

Estas características se relacionan actualmente a los hábitos vespertinos y fosoriales de *Sphenodon* pero pueden ser también evidencia de su radiación original periantártica. De este modo, es muy posible que los ojos de *K. avelasi* no hayan presentado las mismas características sino que hayan sido distintos, más acordes a los de un herbívoro diurno, como las iguanas.

A diferencia de otros fotorreceptores, la retina de los ojos laterales funciona tanto como órgano de visión direccional, sino también desempeña funciones no visuales relacionadas a periodicidades, movimientos retinomotores y determinadas desde los núcleos supraquiasmáticos del hipotálamo.

**Fotorreceptores no visuales:** Los lepidosaurios exhiben numerosos fotorreceptores en las retinas de los ojos laterales, los órganos pineales (epífisis) y parapineales (órgano parietal), es decir los ojos frontales y parietales y fotorreceptores profundos del cerebro, septales e hipotalámicos (p/ej., los núcleos supraquiasmáticos del hipotálamo). Esto permite una ajustada organización circadiana de las actividades fisiológicas, entre las que se destacan los ciclos circadianos inmune, nervioso y endócrino (Crocco, en prep.).

El órgano parietal o parapineal se forma como una de las cuatro estructuras del techo del epítalamo, junto con la paráfisis, el saco dorsal y la epífisis (u órgano pineal). El término de complejo pineal debe reservarse para cuando hay fusión de estructuras y no es posible diferenciarlas (Kardong, 1999).

Las dos primeras estructuras son de función poco conocida, pero las dos últimas han sido mejor estudiadas. La epífisis es la llamada glándula pineal y es de función claramente endócrina.

El órgano parietal se desarrolla como fotorreceptor y es por ello conocido como “ojo parietal”. Como grupo particular de fotorreceptores encefálicos desarrollado intra y extracranealmente, incorpora elementos celulares gliales y en muchos casos se desarrolla con una córnea, cristalino y un grupo de células fotorreceptoras que, conectadas a células ganglionares, llegan al Sistema Nervioso Central.

Los órganos parietales extracraneales poseen conos sensibles a la radiación electromagnética de diferentes longitudes de onda. Tienen un funcionamiento básico ligado a una fotorrecepción no direccional. Los intracraneales, por otro lado, poseen fotorreceptores de tipo bastón (no direccionales), detectores primarios de oscuridad e iluminación.



Algunos fotorreceptores no visuales pueden también cumplir ciertas funciones de direccionalidad (visuales), tanto en ojos parietales desarrollados, con un sistema de enfocamiento atrofiado, como en órganos absolutamente desprovistos de cualquier sistema de enfoque de imágenes.

Mientras que en reptiles acuáticos, como saurios y pleurosaurios, estos elementos se relacionarían a la preferencia de áreas de iluminación, en terrestres indican una optimización en la búsqueda de la irradiación solar óptima para la termorregulación. Estos órganos de fotorrecepción no visual operan como densitómetros; no precisan las estructuras complejas típicas de un fotorreceptor (retina, ojo parietal o pineal) para decodificar imágenes bidimensionales, sino que multiplican los fotorreceptores por plegamientos de la pared, de un modo semejante a folículos o retina plegada.

Fotorreceptores cerebrales adicionales se hallan también en profundidad, habiéndose identificado opsinas (Pasqualetti *et al.*, 2003) y otros elementos importantes en la regulación circadiana y circanual de las funciones reproductivas y vegetativas. Es posible que, como en roedores (Chieffi *et al.*, 1992), las glándulas de Harder sean órganos de fotorrecepción no visual.

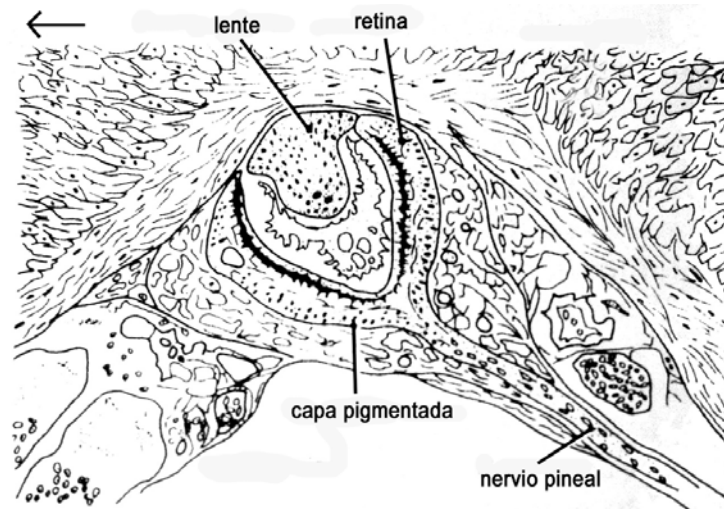


Figura 295. Sección longitudinal a través del ojo parietal de *Sphenodon punctatus* (modificado de Bellairs, 1969, Fig. 18). La flecha indica la dirección anterior.

**Etología:** El polimorfismo en la dominancia lateral existe en casi todos los animales conocidos, sugiriendo la existencia de ventajas y desventajas para ambos fenotipos (Seligmann *et al.*, 2003).

La presencia en el mismo individuo adulto de 23 dientes maxilares, 17 palatinos y 25 mandibulares del lado izquierdo y 30 dientes palatinos y 19 mandibulares del lado derecho, nos describe una preferencia del holotipo de *Kaikaifilusaurus* en masticar, as fuertemente del lado derecho (mayor desgaste mandibular) pero dado que los dientes palatinos se hallan poco desgastados, esta fuerte masticacion debio hacerse contra el maxilar, es decir, hacia la derecha, lo que nos sugiere que el ejemplar MPCA 300 era diestro.

Como una generalidad observada en lepidosaurios, existe una marcada asimetría anatómica, histoquímica y neuroconectiva del epitálamo, como resultado de la evolución del complejo pineal-parapineal y sus proyecciones habenulares. Esto provee de abundantes (aunque no absolutos) ejemplos de lateralización.

La lateralización en reptiles puede ser dominante según la especie o la población considerada. Según Robins *et al.* (2005) y Crocco (en prensa), existe en *Ctenophorus ornatus* una mayor respuesta predatoria a las presas que percibe con el ojo derecho (hemisferio cerebral izquierdo). Esta lateralización es en muchos casos heredada y seleccionada como rasgo dominante determinado por asimetrías funcionales entre los lados izquierdo y derecho del cerebro, de modo que la mayoría de los individuos en una población o en toda la especie se caracterizan por una peculiar asimetría neurológica, en vez de ser ambidiestros. Sin embargo, no todas las formas de lateralización siguen determinaciones genéticas, sino que se consolidan por influencias del ambiente. La consolidación y dirección de un proceso de lateralización genéticamente determinada depende de la experiencia (Robins *et al.*, 2005).

Los estudios de Seligmann et al (2003) sobre la asimetría en *Sphenodon* y otros lepidosaurios muestran que comunmente los cuartos dedos pedales derechos suelen presentar muchas mas laminillas subdigitales en individuos que han conservado sus colas intactas, dándose el caso opuesto en individuos con las colas heridas.

Entre escamados, la misma diferencia es más representativa en gekkos terrestres que arborícolas y en escíncidos zurdos que diestros.

También se ha encontrado significativa la asociación entre la dominancia izquierda y las heridas caudales en tres linajes independientes de miembros reducidos (Anguidae, Scincidae and Teidae), aunque la asociación probablemente relacionada a la función de los miembros.

Otro indicador etológico consiste en el carácter morfológico de poseer los brazos de gran tamaño frente a los miembros posteriores. Esto sólo ocurre en reptiles altamente

territoriales, cuya amplia y elevada region anterior es exhibida frente al adversario junto con exhibiciones o sonidos (Robb, 1977; Dawbin, 1982; Gans *et al.*, 1984; Cree y Daugherty, 1990). Esto nos sugiere que *Kaikiaifilusaurus* era altamente territorial, pero por otro lado, la increíble abundancia de especímenes nos muestra claramente que no vivían lejos entre si (son muchos aún justificando un acarreo hídrico), por lo que seguramente poseían códigos muy estrictos de reconocimiento y delimitación de territorios, tal vez ligados a su buena olfacción, lo que queda demostrado por su abultada cámara nasal y el molde de su prosencéfalo.

Según Towns y Ballantine (1993), *Sphenodon* puede también llegar a ser muy abundante en las condiciones óptimas y se han reportado densidades de hasta 2.000 por hectárea (Stephens Island), “siendo difícil caminar en las noches sin toparse con ellos”.

De hecho, en el actual tuatara, existen complejos rituales de cortejo (Gans *et al.*, 1984; Cree y Daugherty, 1990). Los machos se exhiben frente a sus rivales elevando sus cabezas y crestas y peleando en algunas ocasiones, lo que deja saldos de mandíbulas rotas, heridas faciales y colas perdidas. Su “display” para cortejar hembras lo efectúan con una caminata ritual elevándose sobre sus cuatro patas endurecidas que será efectiva si la hembra no se retira.

## 9.6. ONTOGENIA

---

El desarrollo ontogenético de *S. punctatus* ha sido tema de interés desde su descubrimiento, con trabajos pioneros de Dendy (1899); Harrison (1901) y Howes y Swinnerton (1901). Los estudios de los últimos autores fueron retomados especialmente por Robinson (1973) y Whiteside (1986) en relación al desarrollo de las complejas series dentarias (Robinson, 1976; Reynoso, 2003) y el desarrollo de la barra infratemporal. En otros lepidosaurios, información comparable de utilidad proviene de los trabajos de Andrews (1982) y Rieppel (1992a).

Con respecto a esfenodóntidos fósiles, trabajos pioneros han sido encabezados por Hoffstetter (1953) con respecto a si *Theretairus* era un juvenil de *Opisthias* o una entidad diferente.

Posteriormente, y en ocasión del estudio de un ejemplar juvenil erigido como holotipo de *Zapatadon ejidoensis*, Reynoso y Clark (1998) retomaron el estudio ontogenético de *Sphenodon*. No obstante, dado que *Zapatadon* es, efectivamente, un esfenodontino, las conclusiones eran válidas y comparables.

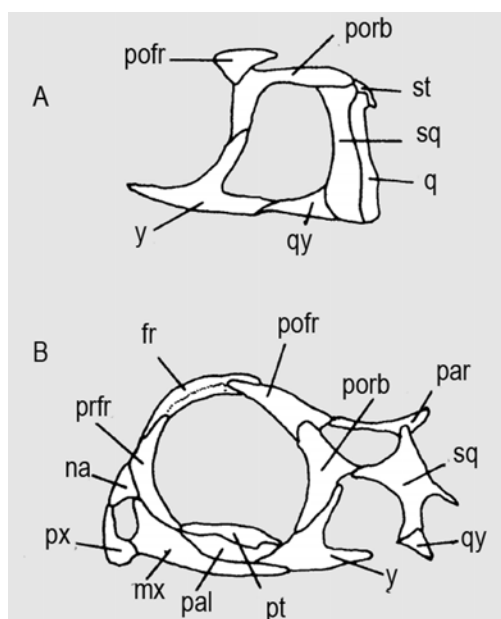


Figura 296. Región temporal del lepidosauromorfo *Youngina capensis* (A) y un embrión de *Sphenodon punctatus* (B). Modificado de Whiteside (1986).

No obstante, en materiales de un esfenodóntido eilenodontino, con un grado de derivación notable con respecto al arquetipo de esfenodonte conocido y un tamaño de no menos de tres veces el tamaño de un esfenodontino gigante y diez veces un esfenodonte basal, los parámetros a tomar son difícilmente comparables.

El hallazgo y estudio de numerosos ejemplares de *K. avelasi* de edad ontogenética diversa ha permitido observar patrones de cambio en la forma y desarrollo de los huesos, permitiendo así el reconocimiento de efectos alométricos.

En el caso de *Pamizinsaurus*, de posición filogenética discutida entre cuyas posibilidades se encuentra ser el taxón hermano de los eupropalinales, posee una cola corta, aunque esta podría deberse a su temprana edad ontogenética. La cola corta presente en *K. avelasi* junto con su gran tamaño indicarían ciertas heterocronias en la evolución del grupo.

En su estudio ontogenético de *Sphenodon*, Harrison (1901) utilizó una nomenclatura particular definiendo los distintos estadios estudiados, que incluyen especímenes no-natos hasta adultos en una serie que va entre las letras R, S y T.

En el caso del material aquí estudiado, todos los especímenes formarían parte de la serie T 1-4 y adultos. Para evitar una superposición con la nomenclatura de Harrison

(1901) se ha utilizado una numeración griega para definir los estados ontogenéticos de los especímenes de *K. avelasi*.

Los distintos estadios ontogenéticos presentes en *K. avelasi* se han dividido según tamaño del dentario en:

Estadio  $\alpha$  (20-50 mm) juveniles

Estadio  $\beta$  (50-100 mm) jóvenes

Estadio  $\gamma$  (100-150 mm) adultos



Figura 297. Un ejemplar juvenil neonato (izquierda) y un adulto de gran tamaño (derecha) de *K. avelasi* para mostrar la disparidad de tamaños.

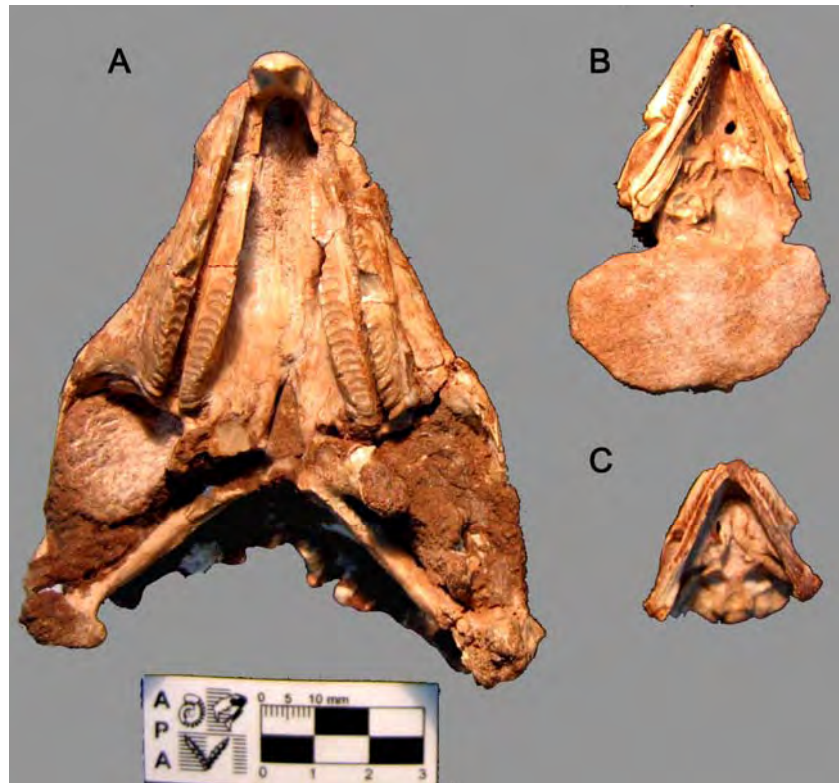


Figura 298. *K. avelasi*, ejemplares de tamaños no extremos en vista ventral. A. MPCA 300, holotipo; B, MPCA 301, material asociado; C, MPCA 313.

El cráneo de *K. avelasi* muestra algunas particularidades en su ritmo de crecimiento a lo largo del cual tienen lugar numerosas alometrías que se destacan en el techo craneano.

Entre ellas, las fenestras supratemporales sufren una transformación en su forma que se torna de subredondeada a una forma de “D” en los ejemplares adultos. A la vez, los postorbitales se extienden en sentido anteroposterior.

El cambio de forma en las fenestras supratemporales tal vez se encuentre relacionado a la formación de la cresta parietal, que filogenéticamente tiene lugar en los esfenodóntidos eupropalinales. Los homeosaurios, por el contrario, presentan tablas parietales amplias (condición euriparietal), además de un tamaño pequeño y una gracilidad que comparten características con estadíos juveniles de otros esfenodontes (Howes y Swinnerton, 1901), y que permiten explicar la evolución de este clado por conjuntos de heterocronías.



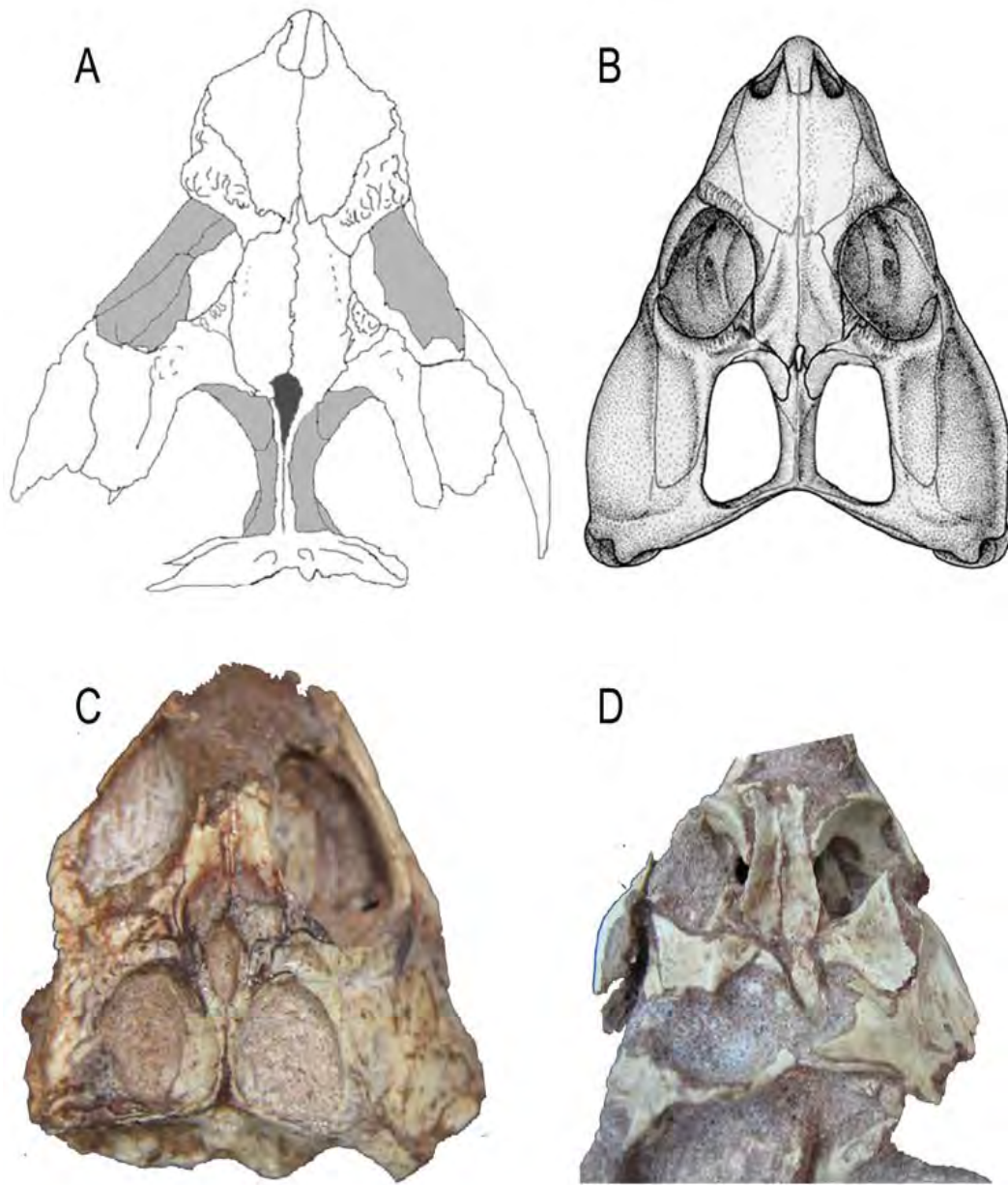


Figura 299. *K. avelasi*. Cráneos en vista dorsal correspondientes a juveniles EO  $\alpha$  (C y D) y jóvenes subadultos EO  $\beta$  (A y B). Nótese la transformación en la forma de las fenestras supratemporales y la extensión anteroposterior del postorbital. En ambos juveniles la región nasal y premaxilar ha tenido dificultades de preservación o se hallaba poco osificada. Sin escala.

En el material de Cerro Condor estudiado, la dentición adicional permite considerar a MPEF-PV 2358 como un estado ontogenético T4 (de Robinson, 1976 y Reynoso, 2003). Esto significa que, considerando a *Sphenodon* como modelo, lo cual en



el caso de un esfenodontino como el material de Cerro cóndor sería apropiado, MPEF-PV 2358 representa a un individuo de varios meses de edad, casi un joven adulto.

En el caso de *K. avelasi*, se ha observado que tanto la ventana interptergoidea como la región pterigoidea central se van estrechando a lo largo de la ontogenia. En *S. punctatus*, por el contrario, es visible el caracter pedomórfico de la retención de una ventana interptergoidea de gran tamaño. Se interpreta aquí que la amplia región pterigoidea central de los esfenodontinos responde a los mismos procesos actuantes en ese clado.

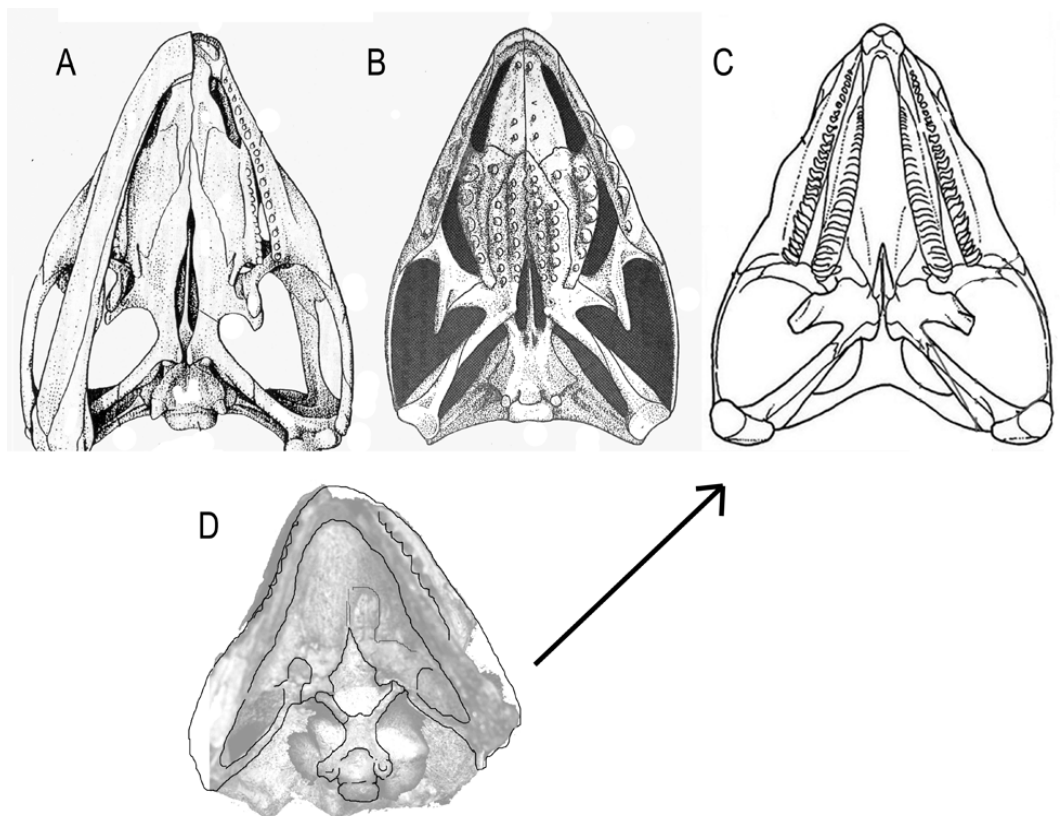


Figura 300. *Sphenodon punctatus* (A), *Clevosaurus hudsoni* (B) y *K. avelasi* en EO  $\alpha$  (C) y EO  $\beta$  (D) en vista ventral.

**Crecimiento alométrico de la mandíbula:** Según Robinson (1976), la mandíbula de *Sphenodon* no crece en tamaño hacia delante, sino sólo posteriormente, a partir de un punto que se halla por delante del proceso coronoideo, de donde surgen los dientes adicionales. Además, la autora sólo consideraba un crecimiento en longitud. Reynoso (2003) destacó la existencia de varios puntos de crecimiento que van modificando las proporciones de la pieza.

La presencia de los mayores dientes en el extremo posterior del dentario apoya la idea de que al menos el principal punto de crecimiento se halla sobre el extremo posterior de la hilera dental.

Reynoso (2003) destaca varios puntos de crecimiento:

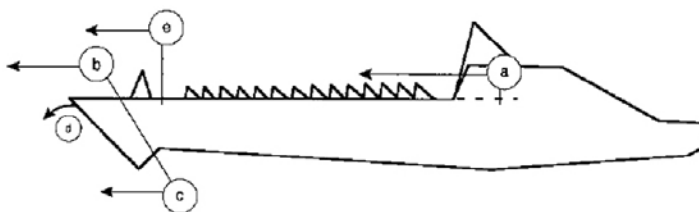


Figura 301. Puntos de crecimiento mandibular en el esfenodontino *Cynosphenodon* según Reynoso (2003).

El punto “a” era el mencionado por Robinson (1976) mientras que el resto son comentados por el para *Cynosphenodon*. Considerando al caniniforme como punto fijo, los puntos b y c van modificando la relación entre el proceso mentoniano y la sínfisis, que se manifiesta en el hecho de que en estadios juveniles el proceso se halla por detrás de la altura del caniniforme mientras que en individuos mas viejos avanza situándose por delante (Reynoso, 2003). A la vez, la región dorsal parece crecer a mas velocidad, lo que se manifiesta en la inclinación de la sínfisis hacia delante, pasando de un ángulo de 120° a 140° en el adulto.

El punto e, situado entre los primeros dientes adicionales y el caniniforme, también crece diferencialmente, tal como puede comprobarse tomando como referencia el punto de curvatura del canal de Meckel.

Un punto de crecimiento mas en *Cynosphenodon*, tiene lugar en la región dorsal de la sínfisis, mediante la osificación de un pequeño surco medial (que se oblitera en adultos) y que se conecta a otro pequeño surco dorsal al canal de Meckel (que permanece en adultos).

## 9.7. ¿OTROS ESFENODONTES EN LA BUITRERA?

---

El desarrollo de numerosos años de campañas a la localidad de La Buitrera condujo al descubrimiento de otros lepidosaurios que habitaban la misma área en aproximadamente la misma época. Entre los escamados se hallan lacertilios con afinidades de iguánidos (Apesteguía *et al.*, 2005) y serpientes basales (Apesteguía y Zaher, 2006). Sin embargo, en una proporción muy inferior, aparecieron otros taxones correspondientes a Sphenodontidae.

### **Taxón 1. Opistodonte basal**

El más frecuente, representado por unos cuatro especímenes muy fragmentarios, es un esfenodonte pequeño, con un cráneo que no excede los 35 a 40 mm, con un dentario bajo y dientes cónicos opuestos.

Del maxilar MPCA 326 se ha preservado el sector infraorbital que muestra desde la mitad del foramen maxilar adelante hasta el inicio del proceso yugal posteriormente. La franja de dentina secundaria se halla bien desarrollada.

En el lado medial presenta un surco de Meckel alto y homogéneo, que indica una mayor longitud para la mandíbula de la esperable en un eilenodontino. Ha preservado cuatro dientes completos cónicos, con un suave reborde posteromedial y desgaste moderado. La invasión de dentina secundaria sobre la base de los dientes es incipiente y los dientes se hallan separado homogéneamente.

El dentario muestra el sector medio, preservando unos tres dientes opuestos, de separación evidente y homogénea.

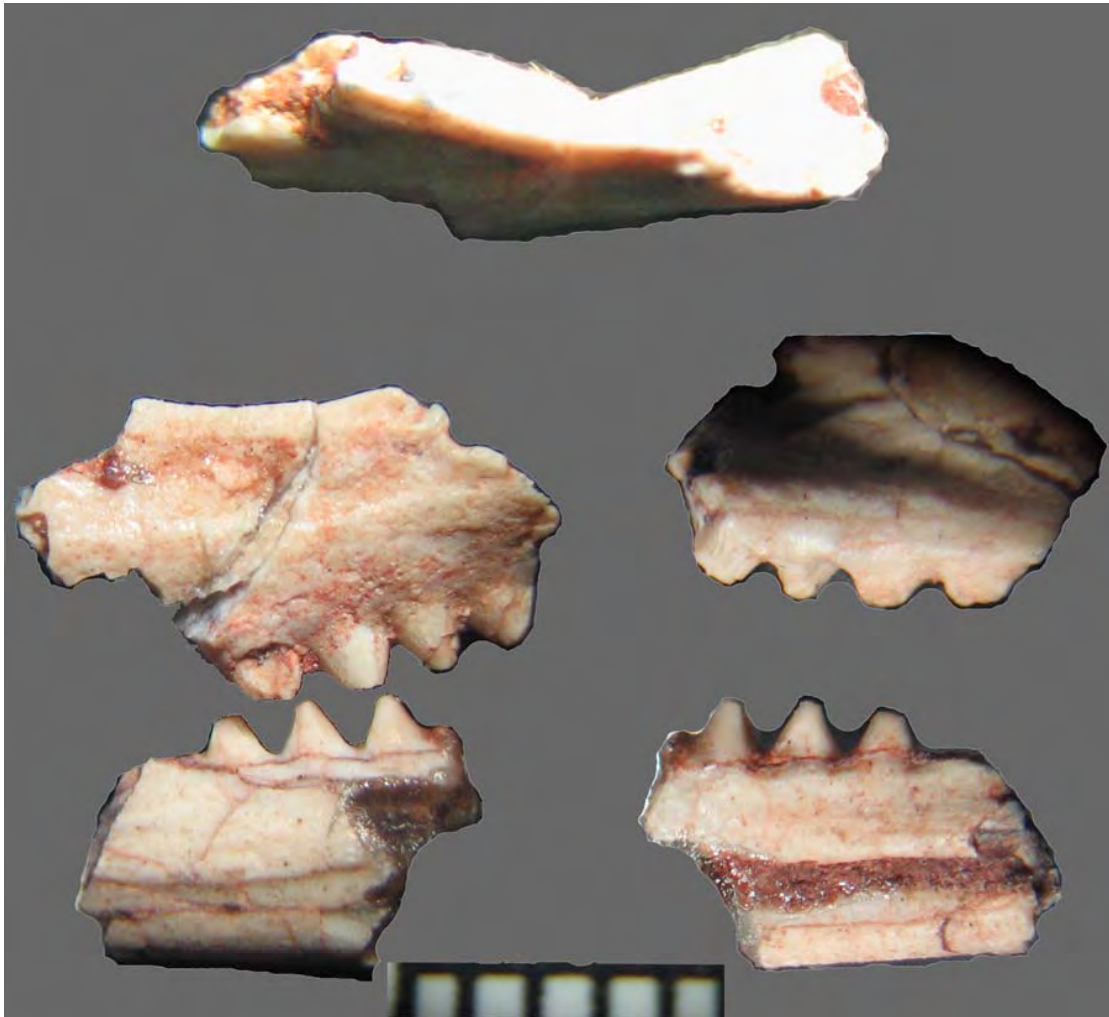


Figura 302. Sphenodontidae indet. Proveniente de La Buitrera. Escala: 5 mm

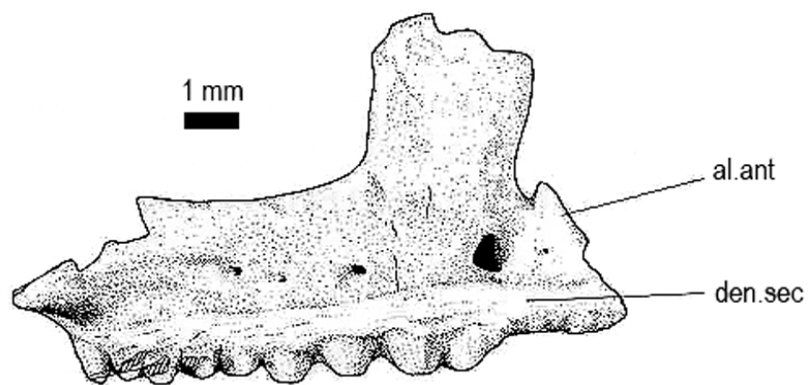


Figura 303. *Sigmala sigmala* (AUP 11082), del Triásico de Inglaterra, maxilar derecho en vista lateral, con fines comparativos.

**Taxón 2. Sappeosauridae?:** Durante la campaña de 2008 se colectó un espécimen en el interior de una concreción, una condición preservacional netamente distinta a la presente en los demás esfenodóntidos de La Buitrera.

Los sedimentos en esta sublocalidad, informalmente conocida como “Little Montana” por sus montes cónicos de sedimentos violaceos meteorizados superficialmente semejantes a los de la Formación Cloverly de donde se extrajo *Deynonychus*, muestran también una composición más fangolítica intermedia entre las rocas del tope de la Formación Candeleros y Huincul.

Aunque en tamaño el ejemplar MPCA 325 no difiere demasiado de *K. avelasi*, sí lo hace en la morfología. El desgaste dentario, la forma general del maxilar y la forma de los dientes sugieren que se trata de un esfenodóntido. Sin embargo, hay dos caracteres que destacan y que sugieren una asignación particular.

El primero es que la dentición no es acrodonte, sino que cada elemento está profundamente inserto en un alvéolo del que sobresale un reborde anterolateral semejante a la parte visible de la dentición de *Lamarquesaurus cabazai* (Apesteguía y Rougier, 2007). Si bien es necesario realizar un corte o una radiología para comprobar el tipo de implantación, es muy posible que se trate de una anquilotecodoncia como la propuesta para *Ankylosphenodon* por Reynoso (2000).

El otro carácter de interés es la profusa ornamentación que muestra la cara lateral del maxilar, semejante a la presente en el esfenodóntido indeterminado *Lamarquesaurus*.

Si estas asignaciones son correctas y MPCA 325 se halla emparentado con *Lamarquesaurus* por tamaño, morfología y ornamentación, a *Ankylosphenodon* por el tipo de implante dental y a la vez, todos ellos con los saurios occidentales, es posible que nos hallemos ante el reconocimiento de un extenso grupo de esfenodóntidos de aguas someras dulces y salobres extendido a lo largo del Cretácico de ambas Américas.



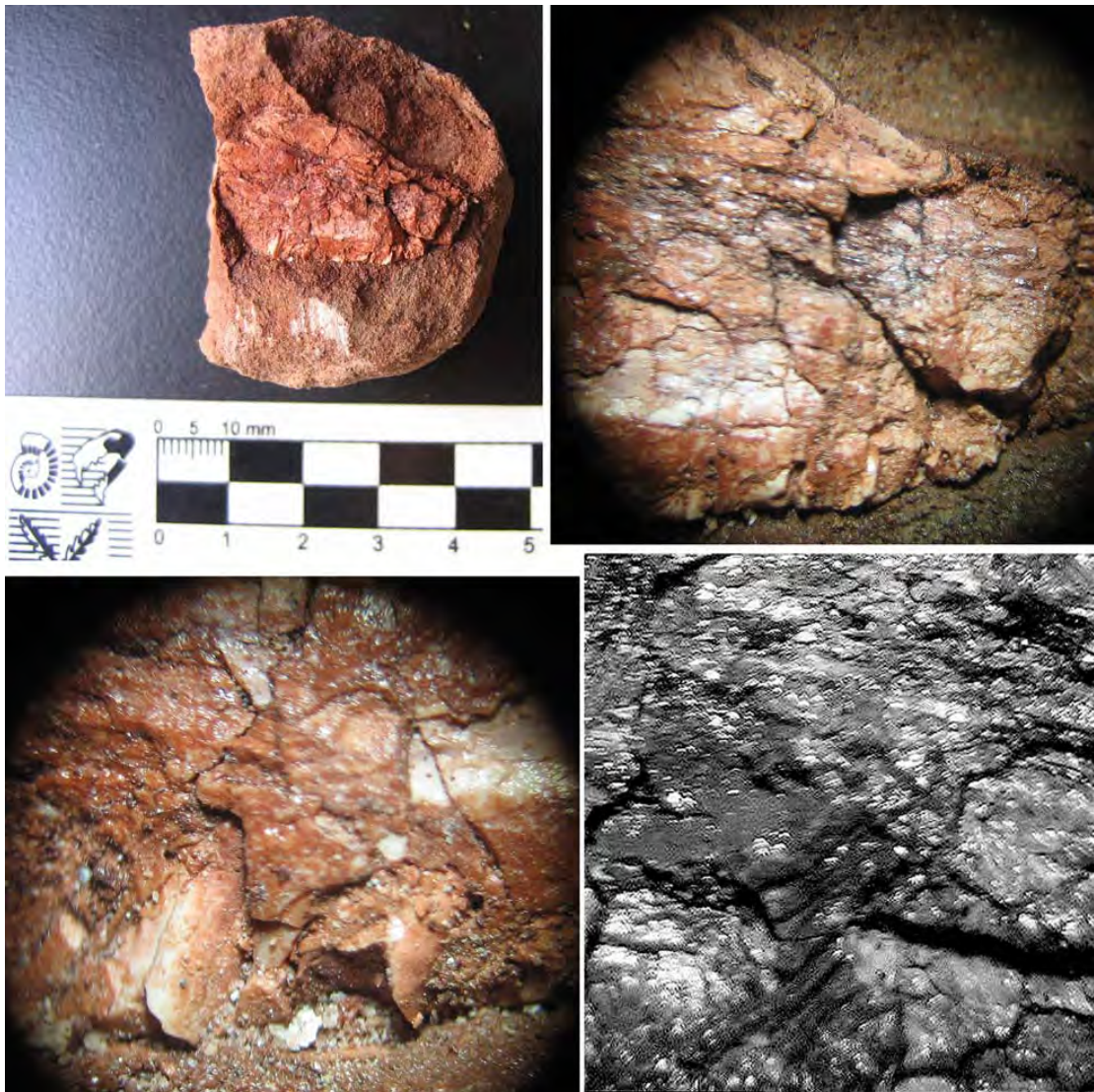


Figura 304. MPCA 325. Maxilar derecho en vista lateral mostrando detalles de la ornamentación y dentición. Escala sólo para la figura de arriba a la izquierda.

### **Taxón 3. Sphenodontinae**

El taxón menos abundante, representado tan solo por una mandíbula fragmentaria. Corresponde a un esfenodonte muy pequeño, con un cráneo de cerca de 15 mm.

En la región sinfisial se observa una proyección puntiaguda seguida de un diente de gran tamaño, tal vez un caniniforme. Le sigue un diastema y dos grandes dientes cónicos con rebordes anteromediales.



Figura 305. Mandíbula de posible esfenodontino proveniente de La Buitrera. Nótese los dientes cónicos, espaciados, el posible caniniforme en crecimiento a la izquierda y el último diente que presenta un reborde semejante al de *Sphenodon*.

Adicionalmente, el dentario es bajo y los dientes son cónicos y proporcionalmente grandes, completando afinidades con el clado al que pertenece *Sphenodon*. No obstante, nuevos materiales son necesarios para completar esa asignación.





## 10. ESFENODONTES DEL CRETÁCICO TERMINAL (CAMPANIANO-MAASTRICHTIANO)

Hacia fines del Cretácico Temprano los esfenodontes, hasta ese momento abundantes, desaparecieron del registro fósil de Laurasia y, durante algún tiempo, estuvieron ausentes del registro meridional a excepción de *Sphenodon*, el tuatara.

El registro fósil de esfenodóntidos en el hemisferio sur ha demostrado ser más extenso en su dimensión temporal que el de los continentes laurasicos, donde los esfenodontes se extinguieron tras el Cretácico Temprano (Carroll, 1988).

El descubrimiento de *Kaikiafilusaurus avelasi* permitió conocer la existencia de al menos esfenodontes eilenodontinos en Patagonia hasta el Cretácico “Medio” (Novas *et al.*, 1999; Apesteguía, 2002c; Apesteguía y Novas 2003; Simón y Kellner, 2003).

Esos grandes y abundantes esfenodontes eilenodontinos en afloramientos del Cretácico Superior Temprano (Cenomaniano-Turoniano) y Campaniano Tardío de Patagonia han demostrado que los esfenodóntidos constituyeron un componente importante de los últimos ecosistemas terrestres cretácicos de Sudamérica y posiblemente Gondwana.

Aunque esfenodontes eilenodontinos y quizás saurios estaban presentes en el Cretácico más tardío del hemisferio sur, ellos no pertenecen al linaje de *Sphenodon*: los Sphenodontinae y, por ello, contribuyen sólo moderadamente a comprender cómo los esfenodontes sobrevivieron hasta la actualidad. De hecho, la presencia misma de esfenodontinos en Nueva Zelanda asegura que el grupo permaneció al menos en algunos lugares del hemisferio sur. La presencia aquí discutida de esfenodontes eilenodontinos muy cercanamente relacionados a *Kaikiafilusaurus* en el Cretácico más superior del País Vasco sugiere que el grupo pudo dispersarse a través de algún ámbito terrestre de fines del Cretácico (Patagonia – Antártida – Kerguelen – India – Madagascar - Somalia Oriental – Africa -España) o, simplemente, que eilenodontinos distintos a *Eilenodon* y *Toxolophosaurus* se hallaban ya presentes en el hemisferio norte.

La mayor parte de los afloramientos cretácicos terminales del norte patagónico se encuentran relacionados topográficamente con la Meseta de Somuncura. Esta unidad tiene una historia geológica compleja, ya que se trata de la parte aflorante del Macizo Nordpatagónico, una unidad de edad discutida que, junto al Macizo del Deseado, formarían las principales unidades del subsuelo patagónico, incorporadas a América del Sur en distintos momentos del Paleozoico (Pankhurst *et al.*, 2006).

Si bien la mayor parte de las elevaciones visibles de la Meseta de Somuncura corresponden a un magmatismo ocurrido en el Terciario, parte de ella, tanto aflorante como en subsuelo, tuvo lugar en el Paleozoico y Mesozoico, generando relieves positivos alrededor de los cuales se depositaron los sedimentos cuyas rocas hoy portan fósiles.

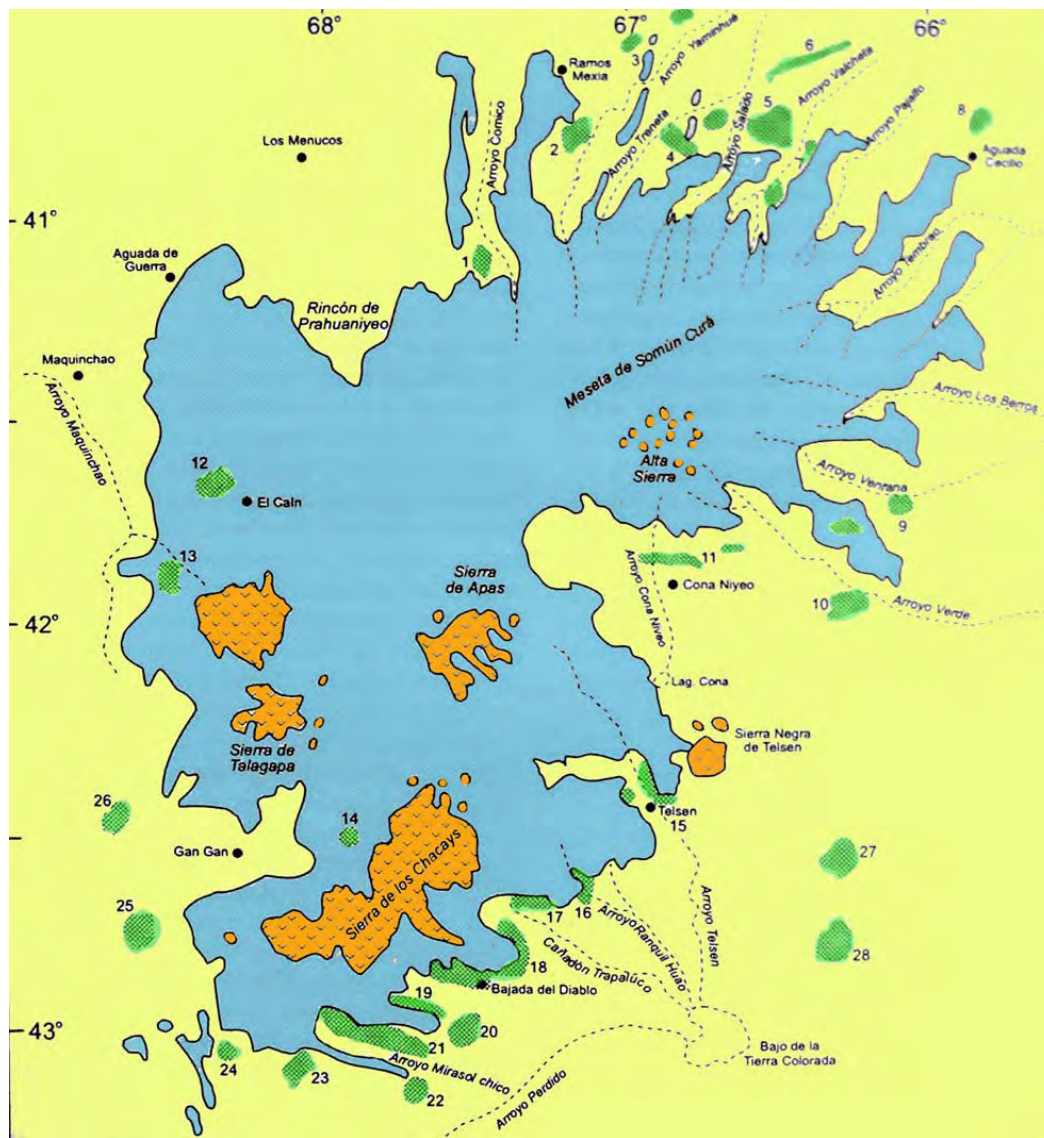


Figura 306. Meseta de Somuncura entre Río Negro y Chubut mostrando los afloramientos basálticos (celeste) y graníticos (naranja). En verde, afloramientos de la Formación Allen y equivalentes, portadores de restos de dinosaurios, esfenodontes y otros tetrápodos finicretácicos. Los números corresponden a las siguientes localidades: 1) A° Comicó y Amenlán, Rincón de Tambelén; 2) Oeste de Yaminué; 3) La Angostura; 4) Entre A° Salado y Treneta; 5) Entre A° Valcheta y Nahuel Niyeu; 6)

Loma Partida de la Calera y del Abra; 7) A° Valcheta; 8) Aguada Cecilio; 9) Ea. El Mirador y B° Hondo; 10) Los Alamitos; 11) Cona Niyeu; 12) El Caín; 13) Barril Niyeo; 14) Este Laguna Verde (Gan Gan); 15) Telsen; 16) A° Ranquil Huao; 17) Cañadón Trapaluco; 18) Bajada del Diablo; 19) Bajada Moreno; 20) C° Buitre, Pta. Sa. de la Colonia; 21) A° Mirasol Chico; 22) Sa. de los Tehuelches; 23) Pto. Escobar, Sa. de la Ventana; 24) Pto. Pinlihueque, Sa. Rosada; 25) Sur de Carhué Niyeo; 26) Sur de Pire Mahuida; 27) Mesadas Blancas; 28) Los Algarrobos. Modificado de Page *et al.* (1999).

La actividad magmática paleo y mesozoica del Macizo Nordpatagónico generó elementos positivos como el Alto de Camarones y otros, que habrían permanecido como islas durante el primer ingreso del océano Atlántico sobre el continente (Page *et al.*, 1999).

En esas islas habrían quedado especies aisladas que comenzaron a evolucionar en forma independiente, formando pequeñas poblaciones locales (o endémicas), muchas de ellas particularmente pequeñas, respondiendo a características de especies insulares (Pregill, 1986; Apesteguía, 2002a). También esas islas habrían sido artífices de la preservación de pequeños organismos de agua dulce que sobrevivieron en las vertientes naturales de las islas; entre ellos, el caracol dulceacuícola *Potamolithus windhauseni*, que sobrevive aún hoy en el Arroyo Valcheta (Río Negro), en la vertiente norte del Macizo de Somuncura, un relicto de su antigua distribución. Lo mismo podría decirse de anuros Telmatobiinae endémicos de Somuncura, relacionados a *Caudiverbera*, pero serían necesarios estudios genéticos para probar su condición endémica y la antigüedad de ese aislamiento.

La inundación del norte y centro de Patagonia creó un ambiente litoral con una fauna distintiva a lo largo de una extensa costa que recorría la Patagonia, la Península Antártica y parte de la Antártida continental. Tal vez parte del Plateau de Kerguelen (del que hoy apenas emergen unas pocas islas) estuviera incluido (Serenio *et al.*, 1999), pero esto es muy discutido.

Coincidiendo con la ingresión atlántica, tuvo lugar una modesta ingresión pacífica sobre la cuenca neuquina, por lo que algunos autores plantearon la posibilidad de que en algún momento la Patagonia haya quedado completamente aislada del resto de América del Sur por un brazo marino. Sin embargo, no existen a la fecha pruebas de contundencia para esta propuesta (Pascual y Bondesio, 1976).

Los sedimentos finicretácicos que rodean a la meseta de Somuncura

corresponden a dos ambientes principales; el fluvial y el marino, con sus etapas de transición. Entre los primeros se encuentra principalmente a la Formación Allen y equivalentes, como la Formación Los Alamitos y La Colonia. Todas ellas transicionan hacia un ambiente albuférico y finalmente marino a lo largo de su historia (Bertels, 1969; 1970; Andreis, 1996; Andreis et al, 1990; Ardolino y Franchi, 1996)

El hallazgo de esfenodontes en rocas pertenecientes a las formaciones Los Alamitos y Allen, ambas del Campaniano Tardío, proveyeron evidencia de que los esfenodóntidos sobrevivieron en Patagonia, y probablemente en varios lugares de Gondwana Mayor (Apesteguía 2002b), hasta el final de la Era Mesozoica, en ambientes fluviales y del litoral marino patagónico.

### **10. 1. FORMACIÓN ALLEN, RÍO NEGRO**

---

La única unidad de fines del Cretácico que haya provisto hasta el momento restos de esfenodóntidos es la Formación Allen, del grupo Malargüe, el “Malalhueyano” de Groeber (1946), que forma la sección superior del ciclo Riográndico, que cubre al Grupo Neuquén sobre la inconformidad Huantráiquica (Leanza, 1999) y su equivalente parcial, la Formación Los Alamitos. De base a techo, el grupo Malargüe esta compuesto de capas fluviales y lacustres (Formación Allen), seguidas por un episodio de inundación atlántica (“Mar de Káwas”; Casamiquela, 1978; 1980) representado por sedimentos clásticos (Formación Jagüel) y carbonáticos (Formación Roca). Esta serie se extiende entre las edades Campaniana tardía a Daniana. Dentro de la serie, el límite Cretácico/Paleógeno en la cuenca Neuquina se da en los sedimentos marinos de la Formación Jagüel (Concheyro *et al.*, 2002, Casadío et al, 2004), que formaba la parte mas conspicua del “Senoniano Lacustre” de Wichmann (1924) en el norte de Patagonia, mencionado originalmente por Fossa Mancini y otros (1938). Como unidad basal del grupo Malargüe, la Formación Allen yace por debajo de las capas marinas maastrichtianas medias a danianas, extendida en la región este de la provincia de Neuquén y la parte norte de Río Negro.

La Formación Allen representa los estados iniciales del evento transgresivo que inundó el norte patagónico durante el Maastrichtiano Temprano (Formaciones Jagüel y Roca). El llamado Mar de Kawas, un mar epírico que ocupó más de 500.000 km<sup>2</sup> (Malumian y Caramés, 1995), se extendió como una vía marina hacia el oeste rodeando el archipiélago, grandes islas y zonas emergidas del Macizo de Somuncura (Yrigoyen,

1969; Riccardi, 1987). El cambio en el nivel del mar y la subsidencia del margen atlántico fueron responsables del depósito de varias unidades litorales de cierta equivalencia, como las formaciones Allen, Los Alamitos, La Colonia, Angostura Colorada, Loncoche y Paso del Sapo (Andreis, 1987; 1996; Andreis *et al.*, 1974; 1990; Hugo y Leanza, 2001a; Uliana y Dellapé, 1981; Volkheimer, 1973; Wichmann, 1924). Estos sedimentos, conocidos desde principios del siglo XX con el nombre de “Senoniano Lacustre”, han provisto la mayor parte de los microvertebrados del Cretácico terminal sudamericano.

El espectro variado de facies sedimentarias continentales de ambientes fluviales y lacustres de la Formación Allen, incluye un miembro inferior psamítico rojizo a amarillento (Bjerg *et al.*, 1987), un miembro medio grisáceo-verdoso y un miembro superior con yeso y pelitas estromatolíticas (Andreis *et al.*, 1974).

Mientras que su miembro basal rojo psamítico es lateralmente equivalente a la Formación Angostura Colorada (Volkheimer, 1973; Hugo y Leanza, 2001), el miembro superior lacustre gris verdoso equivaldría a los miembros medio y superior de la Formación Los Alamitos (Franchi y Sepúlveda en Bonaparte *et al.*, 1984), también portadora de esfenodontes (Apesteguía, 2005a). Equivalencias menos precisas con la Formación Allen han sido propuestas para las formaciones Loncoche, Paso del Sapo, y la base de La Colonia, expuestas en Mendoza y Chubut. La edad de la Formación Allen se extiende entre el Campaniano Tardío y el Maastrichtiano Temprano (Hugo y Leanza, 2001a, b), considerando que los registros de foraminíferos asignan a la suprayacente Formación Jagüel como de edad Maastrichtiana media (Nañez y Concheyro, 1996).

#### **10.1.1. MATERIAL DE BUENOS AIRES**

En 2004, Martinelli y Forasiepi describieron los restos de un esfenodonte (MACN-PV RN 1062). Si bien los autores lo describieron como un fragmento de mandíbula derecha, se trata en realidad de la región media a anterior de un maxilar derecho (Figura 307).

La dentición, claramente acrodonte, está compuesta por cuatro piezas dentales y restos de dos fragmentos más, todos con amplios rebordes posteromediales. Los dientes se amplían posteriormente, presentando un primer adicional fragmentario, un adicional grande, otro adicional pequeño, un diente de gran tamaño, tal vez un sucesional caniniforme y un adicional pequeño incompleto.

El mayor de los dientes podría ser un caniniforme ya que su base ocupa el ancho completo del maxilar. Sin embargo, su bien desarrollado reborde posteromedial sugiere que sólo se trata de un adicional de gran tamaño coherente con la dentición alternada presente en el espécimen.

Los dientes son cónicos a lo que se le suma el reborde posteromedial que cubre en vista medial parte de la base del diente posterior. Todas las piezas mantienen una separación entre ellas bastante importante, que es máxima entre el caniniforme y su diente precedente. Es decir, son dientes muy semejantes a los de *Sphenodon punctatus*.

Otro aspecto destacable es que la dentición adicional es alternada en tamaño, un carácter que ha sido propuesto como propio de juveniles (Reynoso, 2003) pero que en realidad se aplica a adultos de otras formas de esfenodontes, incluidos los esfenodontinos.

Martinelli y Forasiepi (2004) destacan también una depresión longitudinal labial que en realidad corresponde al margen de dentina secundaria característico de los esfenodontes, y mencionan también el desgaste presente en los dos dientes mayores. Si bien las puntas de los mismos son redondeadas y podría deberse de algún modo a desgaste, el desgaste más acusado es el observado sobre la superficie medial de todos los dientes, ejercido por la acción propalinal de la mandíbula.



Figura 307. Cráneo de *Sphenodon punctatus* mostrando la posición del fragmento preservado (izquierda) y maxilar derecho mostrando la región equivalente a la preservada en el esfenodontino del Bajo Santa Rosa, incluyendo un posible caniniforme y algunos de los forámenes maxilares (Modificado de [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org)).

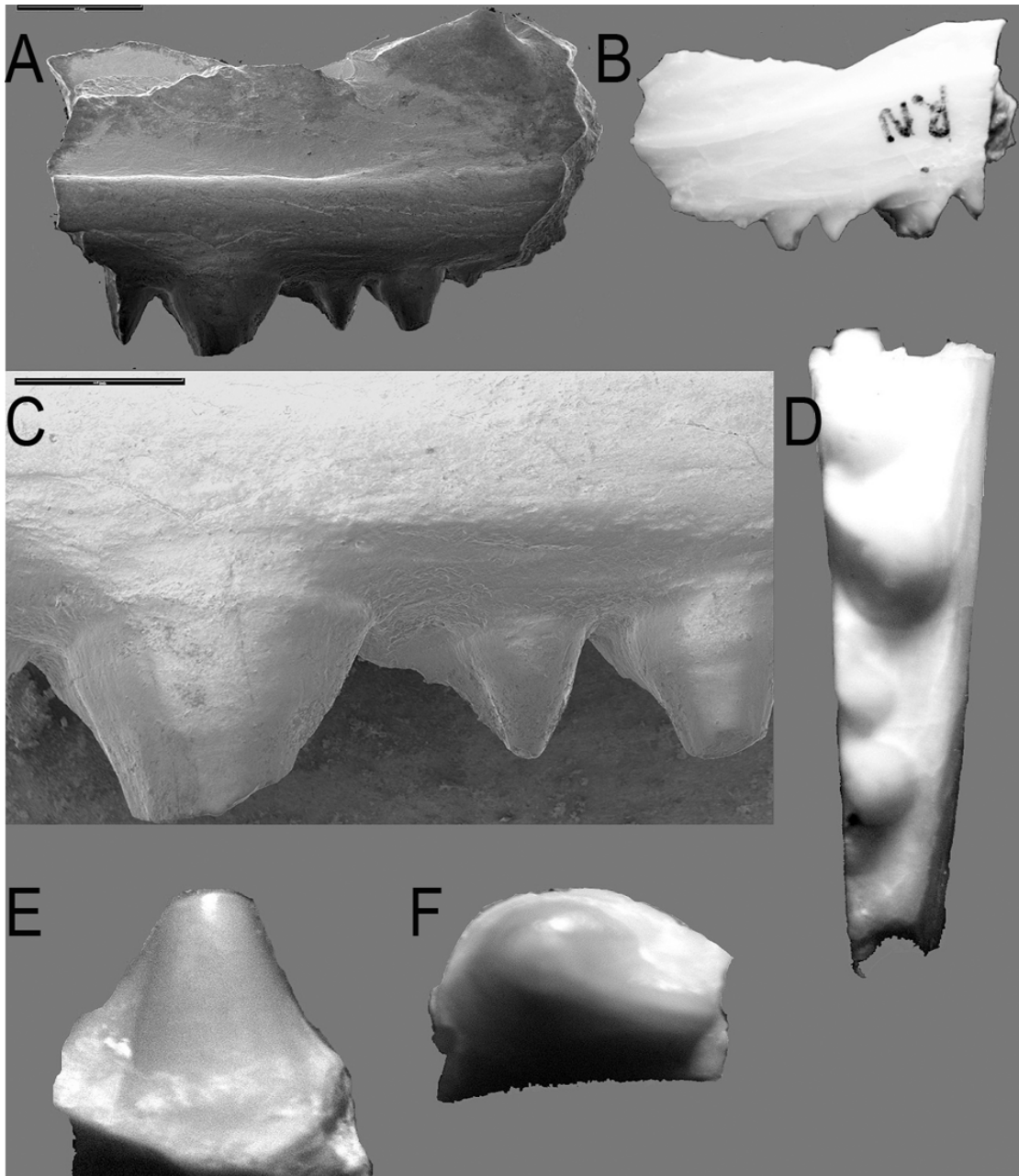


Figura 308. MACN-PV RN 1062, maxilar en vista lateral (A), medial (B), detalle de la dentición en vista medial (C) y oclusal (D), diente aislado asociado en vista posterolateral (E) y oclusal (F).



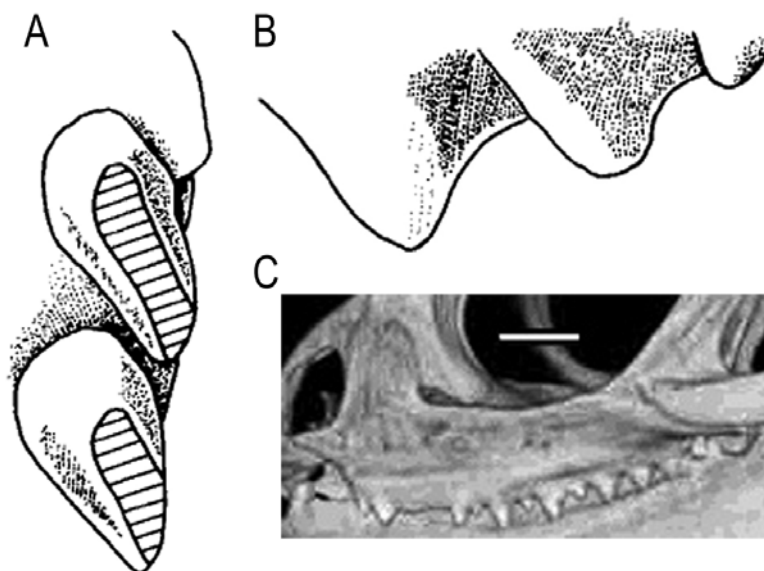


Figura 309. *Sphenodon punctatus*, dentición en vista oclusal (A) y lateral (B) según Fraser (1988). C, ejemplar de *Sphenodon* en vista lateral (Modificado de [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org)).

El ejemplar MACN-PV RN 1062 corresponde a un nuevo taxón de esfenodontino. La dentición alternada en un espécimen adulto o subadulto, con dientes cónicos y rebordes posteromediales, los espacios entre las piezas y el tamaño general indican que se trata de una nueva especie asignable al género *Sphenodon*. De ser así, representa el más antiguo registro del género.

#### 10.1.2. MATERIAL DE LAMARQUE: *Lamarquesaurus cabazai*

A principios de 2003, una expedición liderada por Guillermo W. Rougier a afloramientos de edad Campaniana tardía en el norte patagónico como parte del proyecto “Paleontological Exploration of Patagonia”, y con el apoyo logístico del Museo de Lamarque, Río Negro, resultó en la recolección de una rica fauna de microvertebrados que incluye elementos desarticulados de serpientes, tortugas, dinosaurios, mamíferos, anuros, peces y un maxilar derecho de un esfenodóntido de gran tamaño (MML-Pv42). El abundante concentrado colectado está aún siendo procesado y seguramente proveerá en el futuro nuevos elementos. MML-Pv42 se encuentra bien preservado y ha sido correspondido a un nuevo taxón, como fue asignado en el trabajo de Apesteguía y Rougier (2007).

Este maxilar, junto con fragmentos aislados de mandíbulas considerados como posibles esfenodóntidos saurosauros de otras localidades coetáneas (Apesteguía, 2005a) y esfenodóntidos esfenodontinos del Bajo de Santa Rosa (Martinelli y Forasiepi, 2004) resaltan la importancia de la pobremente conocida radiación de esfenodóntidos en el hemisferio sur.

Lepidosauria Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther 1867 (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988)

Sphenodontia Wilinston, 1925

Sapheosauridae?

Género *Lamarquesaurus* Apesteguía y Rougier, 2007

Especie tipo: *Lamarquesaurus cabazai* Apesteguía y Rougier, 2007

**Diagnosis:** Esfenodóntido con la siguiente combinación de caracteres: maxilar fuertemente cóncavo; borde labial del maxilar separado en dos partes; región anteorbital del borde labial densamente ornamentada con arrugas; fuertes concavidades en la dentina del maxilar sobre el tercer y quinto diente; dientes adicionales separados por amplios espacios; diente sucesional caniniforme presente pero no mayor que los adicionales; dientes maxilares con rebordes anterolinguales y estrías laterales.

**Localidad y Horizonte:** Los fósiles fueron colectados en el “Cerro Tortuga” (39° 26’ 50’’; 67° 19’ 20’’), a aproximadamente 6 m de los niveles de base del cerro y a unos 52 m bajo el límite K/T en esta sección, reconocido en la suprayacente Formación Jagüel (Gasparini *et al.*, 2003; Concheyro *et al.*, 2002).

La capa fosilífera es de unos 60-65 cm. de espesor y compuesta por una arenisca media, friable, de color amarillento a castaño friable localizada hacia el nivel medio de la Formación Allen (Campaniano Tardío). Los fósiles se obtuvieron mediante la modalidad de concentrado y lavado de la capa. Las capas portan una rica colección de fósiles desarticulados con un claro sesgo hacia los materiales pequeños, entre los cuales abundan restos de peces y vértebras de serpientes.

Los depósitos de la Formación Allen están compuestos en esa localidad por areniscas y cuarcitas que representan ambientes lacustres con influencia fluvial, la que resulta particularmente evidente en la parte basal de la unidad (Casadío, 1994). Estos

canales fluviales contienen abundantes restos de moluscos dulceacuícolas y vertebrados terrestres (Hugo y Leanza, 2001b).

*Lamarquesaurus cabazai* Apesteguía y Rougier, 2007

**Diagnosis:** la misma por monotipia

**Holotipo.** MML-PV-42. Maxilar derecho de esfenodóntido preservando 10 dientes con disitinto grado de preservación. El material es tridimensional y el esmalte y facetas de desgaste se hallan bien preservados.

**Descripción:** La parte conservada del maxilar de *Lamarquesaurus* es de unos 36 mm de largo y 15 mm de altura. La longitud total es estimada en 45 mm. Los procesos premaxilar y ascendente se encuentran quebrados, aunque el primero era amplio con respecto a la longitud total del maxilar, mientras que el segundo era corto. El proceso yugal es alto y no se bifurca. En vista medial el maxilar es profundamente cóncavo y se ha preservado parte de la faceta yugal. La región infraorbital muestra dos conspicuos forámenes. El primero se encuentra bajo el final del proceso ascendente, y el segundo, bajo la mitad de la longitud de la órbita, evidenciando probablemente la perforación de las ramas cutáneas de la arteria maxilar y la rama maxilar del nervio craneano V (trigémico) (Oelrich, 1956). Parte del foramen maxilar está presente en el borde roto del cráneo. El foramen es visible como una pequeña muesca, pero la sección muestra también parte del canal. En vista lateral, el márgen ventral muestra un fuerte borde de 5 mm de altura, limitado dorsalmente por un descenso del nivel del hueso hacia la superficie principal del maxilar, cuya profusa ornamentación sugiere orígenes de musculatura.

El borde representa el límite de la zona de depositación de dentina secundaria y, en sentido posterior, ese límite se divide a nivel del comienzo de la órbita, siguiendo dos trayectorias distintas. Una de las líneas sigue horizontal, ligeramente dorsalizada, mientras que la otra corre en sentido ventral hasta acercarse a la base del último diente preservado, tal como ocurre en el eilenodontino *K. avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003).

En dirección anterior, sobre el borde de la dentina y las posiciones de los adicionales tercero y quinto, hay profundas cavidades que recuerdan las marcas de desgaste ejercidas sobre la mandíbula por los esfenodóntidos que poseen mordida de precisión. Sin embargo, como esto no es posible en un maxilar, son consideradas aquí como cavidades de función desconocida.

Los dientes adicionales son de forma cónica, con estrías verticales labiales y rebordes posterolinguales, como en *Tingitana annoulae* (Evans y Sigogneau-Russell, 1997). Los dientes adicionales muestran fuertes facetas de desgaste mediales producidas por los movimientos propalinal de la mandíbula. Los elementos están separados entre si por amplios espacios; y no mas de uno o dos dientes se han perdido posteriormente. Aunque dientes pequeños están presentes en la región anteorbital, es muy posible que se trate de adicionales fuertemente desgastados y no eclosionales.

Un diente levemente más grande, ocupa la posición más anterior pero no hay evidencia suficiente para considerarlo como un diente sucesional.

**Discusión:** *Lamarquesaurus* es uno de los pocos esfenodóntidos descritos para fines del Cretácico Superior. La reciente descripción de otros restos fragmentarios, provenientes de Los Alamitos y Bajo Santa Rosa (Martinelli y Forasiepi, 2004; Apesteguía, 2005a), sugieren que la escasez en el registro de esfenodóntidos en el Cretácico de América del Sur debe ser un artefacto preservacional.

En realidad, una cuidadosa inspección del material “concentrado” recogido en Los Alamitos y conservado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “B. Rivadavia” revela la presencia de restos de esfenodóntidos confundidos con las aletas pectorales dentadas de siluriformes. Del mismo modo, es posible que restos de esfenodóntidos estén presentes en colecciones de microvertebrados, pero permanezcan no reconocidos.

Los esfenodóntidos de la Formación Los Alamitos, representados principalmente por mandíbulas y palatinos fragmentarios, probablemente pertenezcan a formas marinas ligadas a los safeosaurios (Apesteguía, 2005a), un grupo con un biocrón conocido entre el Jurásico Superior de Francia (Cocude Michel, 1973) y el Cretácico Inferior de México (Reynoso, 2000).

A diferencia de los materiales procedentes de México, que presentan una dentadura anquilotecodonta única, los materiales de Los Alamitos muestran la misma tendencia a la pérdida de dientes, presente en la mayoría de los esfenodóntidos al llegar a cierta edad, pero desarrollada al extremo en los safeosaurios (Cocude Michel, 1973).

Las peculiares “marcas de desgaste” de *Lamarquesaurus* son difíciles de explicar en un maxilar, ya que los esfenodóntidos muestran características marcas de desgaste sólo en la mandíbula. Las marcas de desgaste pueden ser de dos tipos: las causadas por el movimiento de esta pieza sobre el maxilar y el palatino, que dejan

marcas alargadas y son evidentes en los taxones propalinales, y las marcas de precisión, puntuales, características de formas basales, con un pobre desarrollo de propalinalidad y con una fuerte mordida de precisión.

No es posible al momento explicar funcionalmente la presencia de marcas de desgaste en el maxilar semejantes a las presentes en la mandíbula. Muy probablemente no sean marcas de desgaste, sino características ornamentales o de inserción labial.

Las relaciones entre *Lamarquesaurus cabazai* y otros esfenodóntidos son inciertas, en especial debido a la naturaleza fragmentaria del espécimen.

Esta especie se asemeja a *Clevosaurus* (Fraser, 1988) en la forma redondeada de los dientes en vista dorsal, aunque sus estrías son mucho más moderados rebordes y estrías, semejantes a las de *Sphenodon*. Se diferencia de *Kawasphenodon* en la ausencia del peculiar y profundo surco en la parte posterior de los dientes adicionales, claramente diagnósticos del taxón de Los Alamitos. Sin embargo, no se ha conservado el maxilar para permitir una comparación. Los dientes redondeados de *Lamarquesaurus* difieren de la forma cuadrada o rectangular característica de los linajes opistodontes y también *Kawasphenodon*, el cual, más allá de sus peculiaridades, también podría ser considerado como un raro opistodonte.

Aunque el primer diente es de base amplia y algo más masivo que el otro, no es clara su naturaleza sucesional como para permitir que la inclusión de *Lamarquesaurus* en Sphenodontine. Sin embargo, la forma general de los dientes se asemeja a los de *Sphenodon*, evidenciando la presencia de un linaje hasta entonces desconocido de esfenodóntidos en América del Sur, probablemente ligado a los esfenodontinos.

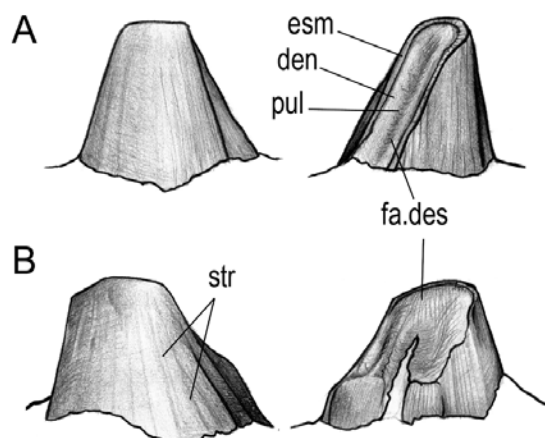


Figura 310. MML-PV-42. Detalle del noveno (A) y octavo (B) diente en vista labial y lingual mostrando las marcas de desgaste.

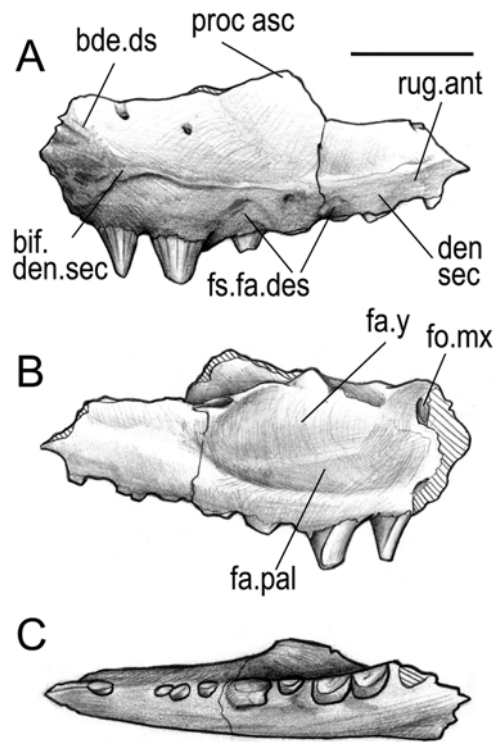


Figura 311. *Lamarquesaurus cabazai*, MML-PV-42. Ilustración del maxilar derecho en vista lateral (A), medial (B) y oclusal (C). Escala: 10 mm.

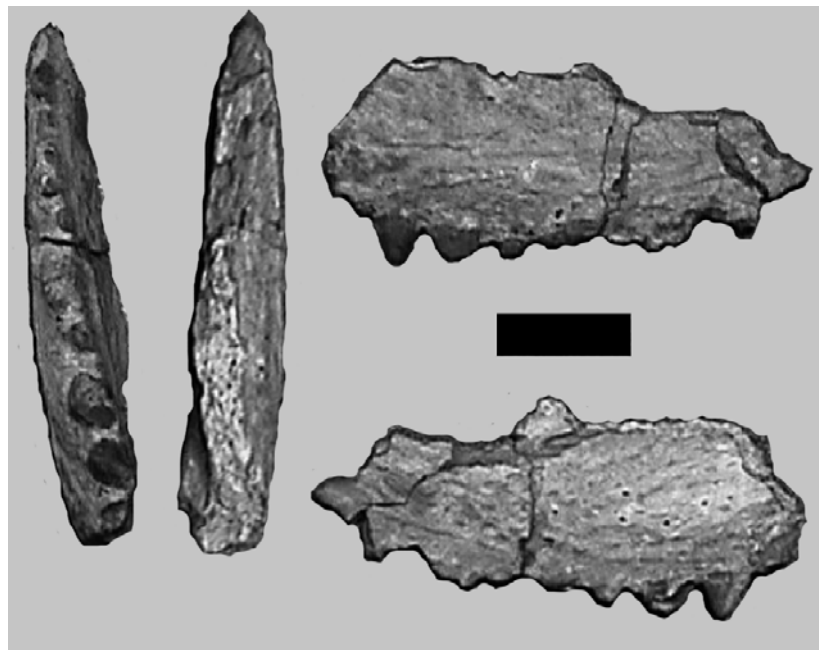


Figura 312. *Lamarquesaurus cabazai*, MML-PV-42. Fotografía del maxilar derecho en vista lateral (derecha, arriba), medial (derecha, abajo), oclusal (izquierda) y dorsal (centro). Escala: 10 mm. por cada cuadro de color.

**Conclusiones:** El hallazgo de los restos de un nuevo esfenodóntido no eilenodontino del Campaniano Tardío en el norte de la Patagonia demuestra que los rincocéfalos se mantuvieron como un grupo abundante y diverso en América del Sur al menos hasta el fin del Mesozoico. La posición filogenética de *Lamarquesaurus* permanece incierta, pero su morfología demuestra la presencia de un linaje de esfenodóntidos hasta entonces desconocido en América del Sur.

Los dientes maxilares de *Lamarquesaurus*, aunque radicalmente distintos a los de los Eilenodontinae, guarda cierta semejanza con los de *Opisthias rarus*, por lo que fácilmente podría ser parte de la radiación basal de opistodontes, o tal vez relacionado a *Sphenodon*. En cualquier caso, la morfología es comparable a la de los esfenodóntidos corona eupropalinales (esfenodontinos + opistodontes).

La presencia de esfenodóntidos no eilenodontinos en la Formación Allen (Martinelli y Forasiepi, 2004) así como en la aproximadamente coetánea Formación Los Alamitos (Apesteguía, 2005a) sugiere una relativamente amplia distribución geográfica y estratigráfica de este grupo durante el Cretácico Tardío. Además, el gran tamaño alcanzado por este espécimen muestra que son sustancialmente diferentes de la mayoría de los esfenodóntidos no eilenodontinos, entre ellos los esfenodontinos, de los que *Sphenodon* constituye un gigante.

*Sphenodon* es una forma restringida a ambientes insulares. Algunas especies restringidas a ambientes insulares, suelen mostrar tamaños inusuales, ya sea por enanismo o por gigantismo (Pregill, 1986). *Sphenodon*, de hecho, muestra un tamaño completamente inusual para un esfenodontino, dado que algunos especímenes de *S. punctatus* alcanzan los 50 cm luego de 35 años de vida (Thompson y Daugherty, 1998). A esto debe sumársele el hecho de que los *tuatara* sean formas de climas fríos, al menos en lo que hace a las necesidades térmicas de los lepidosaurios, pudiendo desenvolverse con naturalidad a 5°C (Thompson y Daugherty, 1998).

En este sentido, tanto *Lamarquesaurus* como *Kawasphenodon*, el esfenodóntido de Los Alamitos (Apesteguía, 2005a), ambos con un tamaño craneano superior a los 10 cm., podrían estar respondiendo a las condiciones insulares establecidas a fines del Cretácico Superior, con las ventajas que este gigantismo supone (Hone y Benton, 2005) o, por otro lado, tratarse ambos de esfenodóntidos acuáticos, donde los grandes tamaños no son inusuales.



Los esfenodóntidos desaparecieron de la mayor parte del mundo a fines del Cretácico Temprano (Evans, 1992) y probablemente fueron sustituidos por los escamados (Carroll, 1988). Sin embargo, una importante proporción de ellos se mantuvo como un componente de importancia en los ecosistemas del Cretácico Tardío, mostrando una diversidad taxonómica y presuntamente ecológica al menos moderada, a lo largo del territorio de al menos América del Sur, y tal vez a lo largo de todo Gondwana Mayor (Greater Gondwana, Apesteguía, 2002a). De parte de este territorio, que incluye Nueva Zelanda, provienen restos de mandíbulas fragmentarias en rocas del Mioceno (Worthy *et al.*, 2001) y un material adicional de la misma edad, actualmente en estudio (M. E. Jones, com.pers.). No existen registros de esfenodontes en el Cenozoico de América del Sur.

La casi total desaparición de los esfenodóntidos esté probablemente relacionada con dos eventos cardinales ocurridos a fines del Cretácico Tardío: la mezcla de faunas como consecuencia del contacto entre América del Norte y América del Sur, y el evento de extinción masiva que se produjo a fines del Cretácico, conocido como evento K/P.

Entre los linajes de tetrápodos que ingresaron a América del Sur sobre el final del Cretácico, se hallaban varios linajes de dinosaurios que tenían hasta ese entonces una distribución holártica a cosmopolita. Otros tetrápodos que también ingresaron con los dinosaurios son algunos taxones de escamados, tanto lacertilios como ofidios, y mamíferos (Bonaparte, 1986a,b). Sin embargo, varios de esos linajes de mamíferos nativos, incluidos grupos reconocidamente arcáicos de mamíferos gondwánicos, como los monotremas y los driolestoides, continuaron siendo evidentes en el registro fósil hasta por lo menos el Paleoceno (Rougier *et al.*, 2000; Gelfo y Pascual, 2001; Rougier *et al.*, 2003; Rougier y Apesteguía, 2004), y tal vez hasta el Mioceno (Rougier y Apesteguía, en prep.).

La notoria caída en el número de esfenodóntidos colectados entre fines del Cretácico y el Terciario sugiere que los esfenodontes habrían sufrido una sustancial disminución coincidente con el evento de extinción K/P. Adicionalmente, tuvo lugar el arribo de lacertilios terrestres (ya que otros escamados como mosasaurios acuáticos y serpientes eran ya conocidos en el Cretácico), pudo tener algún efecto en la disminución de sus poblaciones. En otros lugares del mundo, la competencia con los “lacertilios” fue considerada un factor crucial en la extinción de los linajes de esfenodóntidos (Carroll, 1988).

Sin embargo, “lacertilios” de origen nórdico no han sido documentados en forma abundante hasta el Paleoceno (Báez y Gasparini, 1977; Estes y Báez, 1985). De hecho, algunos de los taxones registrados, como los Teiidae, tienen una historia compleja. De acuerdo al análisis filogenético desarrollado por Nydam *et al.* (2007), el grupo sudamericano viviente exhibe una posición filogenética basal con respecto a las formas del Cretácico Inferior de la fauna de Mussentuchit (Nydam, 2002). Esto evidencia que se han originado en forma aislada de las especies norteamericanas, asiáticas y europeas (Makadi, 2007; Alifanov, 1993b,c), correspondiendo muy probablemente a un linaje gondwánico separado del nórdico durante el Jurásico, en tiempos de Neopangea.

La presencia de “lagartos” o “lacertilios” en América del Sur durante el Cretácico es evidente, aunque no abundante. Ya Bonfim y Márques (1997) y Evans y Yabumoto (1998), describieron material asignado a escamados basales procedentes del Cretácico Inferior de la Formación Santana. En la parte baja del Cretácico Superior, Apesteguía *et al.* (2005) registraron material sumamente fragmentario del cráneo de un lagarto, presuntamente un iguánido, que habría coexistido con los esfenodóntidos de la Buitrera (Apesteguía y Novas, 2003). De ser efectivamente un iguánido, ésto estaría en concordancia con la hipótesis filogenética de Macey *et al.* (2000) cuyas implicancias sobre la biogeografía de los Acrodonta sugieren que el clado estaba ya presente en Gondwana antes de su formación. Ésto a la vez concuerda con que todos los grandes linajes de escamados se habían ya diversificado antes de la depositación de la Formación Kota, del Jurásico Inferior de India (Evans 1993).

De afloramientos de edad Campaniana temprana, abundantes en la Cuenca Neuquina, se ha colectado una gran cantidad de fósiles. La correlación y estudio comparativo del material colectado han llevado al reconocimiento de una asociación faunística identificada como la segunda de las tres etapas principales en el registro de los tetrápodos del Cretácico. Las mismas se basaban originalmente en dinosaurios (Novas, 1997; Bonaparte, 1998; Apesteguía, 2002b), pero fueron ampliadas por Leanza *et al.* (2004) a otros tetrápodos. Las asociaciones fosilíferas del Campaniano Temprano (Gondwánica) se halla caracterizada por faunas que vivieron aisladamente de componentes laurásicos, generando endemismos a nivel principalmente genérico, pero también familiar. La etapa gondwánica (Aptiano Tardío – Campaniano Temprano), ha sido dividida en tres dominios, de los cuales el que corresponde a las asociaciones del Campaniano Temprano es el dominio Grangondwánico, representado por linajes de dinosaurios claramente locales, como los titanosaurios saltasaurinos. En cuanto a los

lagartos, sólo una mandíbula fragmentaria ha sido comunicada por Albino (2002). La misma, correspondiente a un escincomorfo, ha sido asignada con dudas a los Teiidae sudamericanos, lo que sería coherente con lo propuesto por Nydam *et al.* (2007).

De rocas consideradas como de edad Campaniana tardía se han colectado, como se describió mas arriba, tres especímenes de esfenodóntidos correspondientes a distintos taxones.

Materiales de escamados han sido también colectados como provenientes de las mismas unidades. Sin embargo, es posible que dicho material corresponda a especímenes recientes con un bajo grado de mineralización.

La presencia en un mismo afloramiento de escamados y esfenodóntidos a fines del Cretácico Superior sería de importancia para evaluar la convivencia y distribución de zonas adaptativas entre ambos clados. Hasta el momento, los esfenodontes estudiados corresponden a linajes terrestres y tal vez acuáticos de gran tamaño, mientras que los escamados hallados en el Cretácico son minúsculos, con cráneos no mayores a los 20 mm., lo que parece sustentar una partición de zonas adaptativas.

**La asociación de tetrápodos Allenense:** Los tetrápodos continentales mas tardíos anteriores a la ingresión en la cuenca neuquina son de edad Campaniana tardía a Maastrichtiana temprana, y forman parte del "Allenian tetrapod assemblage" (Leanza *et al.*, 2004), parcialmente equivalente al Alamtense (Bonaparte, 1991) o Alamtian SALMA (Flynn y Swisher, 1995).

Esta agrupación se da en estratos intercalados entre la inconformidad Huantraiquica y la Formación Jagüel, de origen marino, en su techo. El Allenense es parcialmente equivalente al Alamtense de Bonaparte (1986b), la asociación 'Campaniano-Maastrichtiana de Bonaparte (1998) y al Alamtian SALMA de Flynn y Swisher (1995), aunque incluyendo una vasta gama de tetrápodos. Con la intención de evaluar ampliamente las listas faunísticas, Leanza *et al.* (2004) han combinado la información con aquella proveniente de unidades equivalentes del noreste de Patagonia, como Angostura Colorada y Los Alamitos, así como con nuevos hallazgos del sur de Mendoza y La Pampa, en los límites norte de la cuenca.

Los tetrápodos allenenses incluyen anuros pipoideos y leptodactiloideos, ambos de las formaciones Los Alamitos (Báez, 1987) y Loncoche (González Riga, 1999). Entre los mamíferos registrados se destacan mamíferos no tribosfénicos, como los driolestóideos, simetrodontes y gondwanaterios, así como los australosfénidos

(Bonaparte y Soria, 1985; Bonaparte, 1986b; Bonaparte, 1990), entre los que se hallarían los monotremas, no hallados aún en el Cretácico de América del Sur.

La agrupación allenense se caracteriza especialmente por la co-ocurrencia de representantes muy derivados de linajes típicamente gondwánicos, así como presuntos inmigrantes del Hemisferio Norte, lo que se observa con más claridad entre los dinosaurios. Entre los primeros se encuentran pequeños titanosaurios saltasaurinos acorazados como *Rocasaurus muniozi* (Salgado y Azpilicueta, 2000) y *Rocasaurus reigi* (Martinelli y Forasiepi, 2004) o grandes eutitanosaurios derivados como *Aeolosaurus* (Salgado y Coria, 1993; Powell, 2003); también grandes y derivados terópodos abelisaurios carnosaurinos como *Carnotaurus sastrei* (según hallazgos en la Formación La Colonia, continuos con aquellos del este de la cuenca Neuquina; Bonaparte, 1985), y otros abelisauroideos carnosaurinos indeterminados (Coria, 2001; Juárez Valieri *et al.*, 2007). Deinonicosaurios endémicos (Novas *et al.*, 2003) y aves ornituras (*Limenavis patagonica* Clarke y Chiappe, 2001) y ornitotoráceas no ornituras (de Salitral Moreno y Los Alamitos) han sido también hallados. Curiosamente, enantiornitinas han sido registradas en la Formación Lecho (Salta), pero no en el Maastrichtiano de la Cuenca Neuquina.

Entre los inmigrantes se hallan hadrosáuridos hadrosaurinos (como “*Kritosaurus*” *australis* Bonaparte *et al.*, 1984) y posiblemente lambeosaurinos (Bonaparte *et al.*, 1984; Powell, 1987; González Riga y Casadío, 2000), así como anquilosaurios, posiblemente nodosáuridos (Salgado y Coria, 1996), todos ellos en localidades como Salitral Moreno (Powell, 1987; Salgado y Coria, 1996), Estancia Los Alamitos y Laguna Carri-Laufquen. También han sido hallados en la localidad de Islas Malvinas (La Pampa), Bajada del Diablo (Chubut) y Buta Ranquil (norte de Neuquén). Permanece aun controversial la posibilidad de incluir entre los inmigrantes a los taxones más típicos de dinosaurios laurásicos como los marginocéfalos ceratopsios (para los que se ha citado un fragmento mandibular dudoso y extraviado, Tapia, 1918) y tetanuros tiranosáuridos.

Entre los no dinosaurios se incluyen materiales fragmentarios variados. Los cocodrilos se hallan representados tanto por mesoeucocodrilos basales y neosuquios; mientras que las tortugas incluyen el mas diverso conjunto de quélidas de todo el Cretácico, incluyendo diferentes grupos de especies sudamericanas de cuello corto y largo (*Yaminuechelys gasparinii* de la Fuente *et al.* 2001, relacionada a *Hydromedusa*), así como meiolánidas (Broin, 1987; Broin y de la Fuente, 1993; Lapparent de Broin y

de la Fuente, 1999, 2001; de la Fuente *et al.*, 2001).

Los lepidosaurios incluyen restos de esfenodontes y escamados, entre los que se encuentran serpientes aletínofidas basales, en general reunidas bajo el nombre parafilético de ‘madtsoidas’ (Albino, 1986; Gómez y Báez, 2006; Apesteguía y Zaher, 2006). Las serpientes de fines del Cretácico en la Patagonia han sido consideradas como pertenecientes a Madtsoiidae en base a numerosas plesiomorfías. Sin embargo, es muy poco probable que guarden alguna relación con *Madtsoia bai* (Simpson, 1933; 1935), una macrostomada basal gigante del Terciario sudamericano.

Con excepción de los escamados basales del Cretácico Inferior de la formación Santana, un posible iguánido de la Formación Candeleros y un escincomorfo de la Formación Anacleto, la identidad y composición de las faunas de “lacertilios” cretácicos sudamericanos permanece aún mayormente incierta.

Los esfenodontes allenenses han sido descritos en páginas precedentes, por lo que aquí sólo serán mencionados, pero la lista incluye hasta el momento un esfenodontino terrestre descrito por Martinelli y Forasiepi (2004), un esfenodonte de gran tamaño proveniente del área de Lamarque (MML-Pv42), nominado por Apesteguía y Rougier (2007) como *Lamarquesaurus cabazai* y el posible saurosauro *Kawasphenodon expectatus* (Apesteguía, 2005a). Al menos los dos últimos deberían tal vez ser incluidos entre los reptiles de ambientes costeros del Cretácico Superior del norte Patagónico (Gasparini *et al.* 2001; Apesteguía, 2002a).

Dada la presencia de esfenodontes en el Cretácico Superior bajo de Patagonia y en la actual Nueva Zelanda, la presencia de esfenodontes en capas Campaniano-Maastrichtianas de Patagonia no es sorprendente (de ahí el epíteto específico *K. expectatus*). Sin embargo, a pesar de haberse registrado a la fecha no menos de tres linajes de esfenodóntidos para el Cretácico Superior de Patagonia, sólo uno de ellos habría sobrevivido a la extinción K/P. Los otros grupos, distintos a los esfenodontinos, se habrían extinto completamente de acuerdo a la total carencia de registro Terciario.

Desconocemos si *K. expectatus* pudo ser afectado previamente en su abundancia por el evento transgresivo del Mar de Kawas (Casamiquela, 1978; 1980), ya que los restos provienen en realidad de los niveles basales, asignados a estratos de origen dulceacuícola (Andreis *et al.*, 1990), por lo que, de haber sido acuático (Apesteguía, 2005a), muy probablemente no haya sido marino.

Por otro lado, de *Lamarquesaurus cabazai* poco podemos decir con respecto a su existencia y abundancia anterior así como si el linaje se vio afectado o no por el evento

de extinción masiva K/P, ya que se trata de una forma completamente desconocida, previa y posteriormente, aunque es posible que se relacione a uno de los materiales hallados en La Buitrera distintos a *K. avelasi*.

Debido a lo fragmentario del material, no es posible determinar sus afinidades con precisión. En base a su gran tamaño y el ambiente, es posible que *L. cabazai* se halle relacionado a *K. expectatus*, pero por su rugosidad es posible también que *Lamarquesaurus* formara parte de los eilenodontinos. De los tres grupos registrados en el Cretácico Superior de Patagonia, sólo uno, el de los esfenodontinos, llegó al presente.

Con respecto a no-tetrápodos, entre los peces se registran abundantemente taxones dulceacuícolas como los Lepisosteidae que, si bien subsisten hoy en el hemisferio norte, se extinguen de los ecosistemas continentales sudamericanos en el límite K/P. Los dipnoos ceratodontiformes, muy abundantes en los ecosistemas continentales del Cretácico sudamericano, se extinguen por completo de América del Sur, sobreviviendo escasamente en Australia, lo que puede en este caso estar relacionado a la ingresión marina de fines del período (Pascual y Bondesio, 1976; Apesteguía *et al.*, 2007a), de acuerdo a lo ocurrido durante la ingresión del Mar Interior Norteamericano (Eaton *et al.* 1997; Eaton y Kirkland, 2001).

Es interesante destacar que algunos moluscos dulceacuícolas como *Potamolithus windhauseni* se extinguen también en ese momento de los ambientes al sur del Río de la Plata. Recientemente, Miquel (1998) describió una población, llamada *Potamolithus valchetensis*, en las nacientes del Arroyo Valcheta, asociada a fuentes termales que posiblemente represente una población relictual de su distribución patagónica mesozoica.

## 10. 2. LOS ALAMITOS, RÍO NEGRO

---

La Formación Los Alamitos (Campaniano Tardío) proveyó abundantes colecciones de fósiles depositadas hoy en el Museo Argentino de Ciencias Naturales, correspondientes a los viajes de campaña realizados por José F. Bonaparte durante los años 80's.

La búsqueda minuciosa realizada con el fin específico de hallar mandíbulas de esfenodontes que hubieran pasado inadvertidas entre las dentadas aletas pectorales de siluriformes, proveyó varios restos fragmentarios de esfenodóntidos, incluyendo una

mandíbula bien preservada, así como otros fragmentos. Todos ellos corresponden a uno o más nuevos taxones. El taxón nominado fue brevemente descrito por Apesteguía (2005) y se incluye aquí una descripción y comparación más detallada.

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839; Haeckel 1866

Sphenodontia Williston, 1925

Sphenodontidae Cope, 1869

Género *Kawasphenodon* Apesteguía, 2005a

Especie tipo: *Kawasphenodon expectatus* Apesteguía, 2005a

**Diagnosis:** *Kawasphenodon* difiere de otros esfenodontes por tener un surco único, profundo y distintivo en el lado posterior de los dientes adicionales adultos.

Adicionalmente, exhibe la siguiente combinación única de caracteres: gran tamaño; mandíbula robusta, fuertemente curvada, con sus lados ventral y labial ornamentados; una profundidad mandibular mayor en la región posterior y mucho menor en la región anterior edéntula; dientes restringidos en las formas adultas a la última parte de la mandíbula, con una extensa zona edéntula media y anterior; dientes de la mandíbula excéntricos, desplazados de la línea media; dientes adicionales de base cuadrada; rebordes (flanges) antero-labiales subiguales o levemente mayores que los antero-linguales; dientes con pocas, generalmente dos estrías linguales profundas y amplias y, en algunos casos, numerosas estrías suaves, finas y densamente localizadas en el lado labial; lado anterior de los dientes adicionales fuertemente cóncavo. En dientes nuevos, sin desgaste, la punta alcanza un punto más allá de la base del diente.

**Localidad y horizonte.** Capas medias de la Formación Los Alamitos (Campaniano Tardío – Maastrichtiano Temprano) en la Estancia ‘Los Alamitos’, Río Negro, NW Patagonia, Argentina. El espécimen fue hallado en capas fluviales, en asociación con serpientes, tortugas, cocodrilos, dinosaurios terópodos y saurópodos, mamíferos y peces ceratodontiformes.



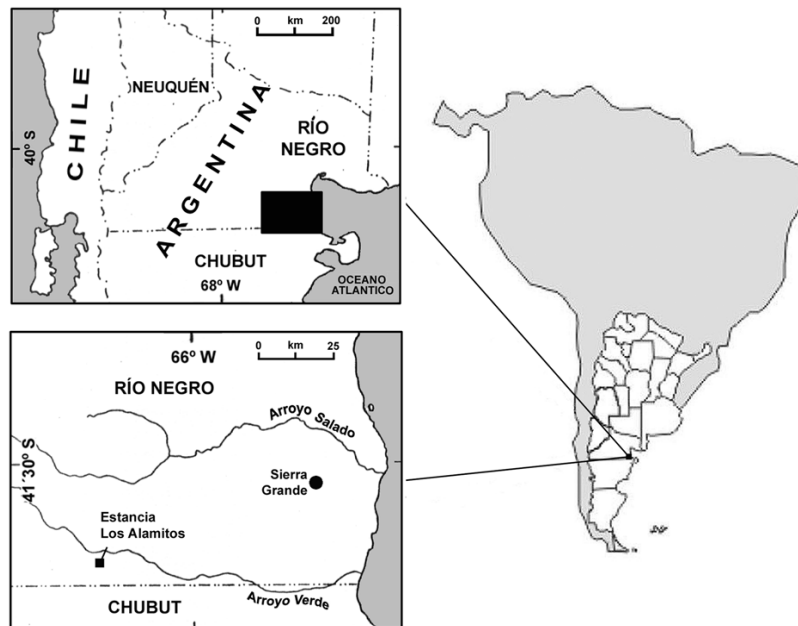


Figura 313. Mapa de América del sur mostrando la ubicación de la localidad fosilífera de Los Alamos (modificado de Bonaparte, 1987).

*Kawasphenodon expectatus* Apesteguía, 2005a

**Diagnosis:** la misma por monotipia

**Holotipo.** MACN Pv RN1098: Mandíbula inferior izquierda incompleta de un ejemplar adulto.

**Material adicional:** Cuatro fragmentos adicionales fueron también hallados en la misma área (MACN Pv RN1099a-c, MACN Pv RN1100, constituyendo el hipodigma de este nuevo taxón.

**Descripción:** El espécimen más conspicuo, elegido como holotipo, está constituido por una gran mandíbula, que ha preservado la región central, pero que carece de las regiones sinfisial y coronoide.

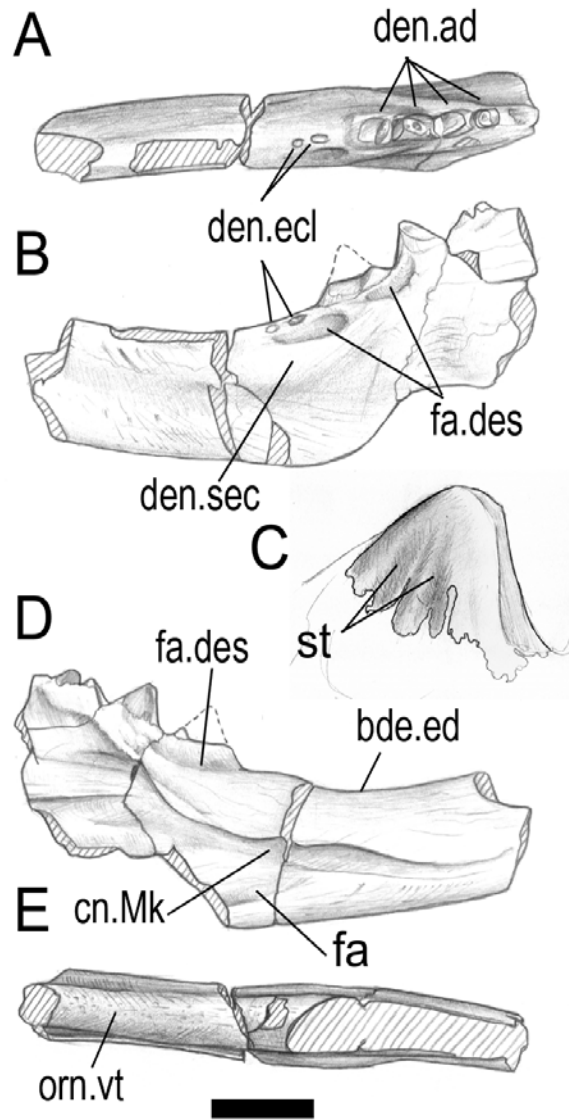


Figura 314. MACN Pv RN1098. *Kawasphenodon expectatus*. Mandíbula izquierda en vista oclusal (A), labial (B), lingual (D) y ventral (E). C muestra detalle de un diente en vista lingual. Escala: 10 mm.

La mandíbula es alta en su región posterior (coronoidea), tornándose baja en la parte anterior, que es edéntula en el espécimen adulto. Esta configuración mandibular recuerda la del saurosauro *Ankylosphenodon* (Reynoso 2000; fig.2), pero la curvatura del hueso sugiere que el proceso coronoideo, probablemente bajo, debería haber estado en una posición alta, semejante a la de *Sphenodon*. La mandíbula completa habría alcanzado aproximadamente los 11 cm y la curvatura del dentario, en especial en su borde dorsal, semeja a lo que se da en *Clevosaurus* y *Sapheosaurus*. En ambos, como en

*Kawasphenodon*, el proceso de reducción dentaria es muy marcado, hallándose los dientes restringidos a la parte más posterior, con una extensa región anterior y media completamente edéntula en el espécimen adulto. Este carácter, sin embargo, se halla también presente en algunos ejemplares de *Opisthias* (LACM 120467, 120542) y es extrema en *Sapheosaurus* (Cocude Michel 1963). Sin embargo, el saurosauro dentado *Ankylosphenodon* muestra que la implantación dental de los saurosauros es diferente de la de cualquier otro esfenodonte conocido (anquilotecodoncia *sensu* Reynoso 2000), o extremadamente variable.

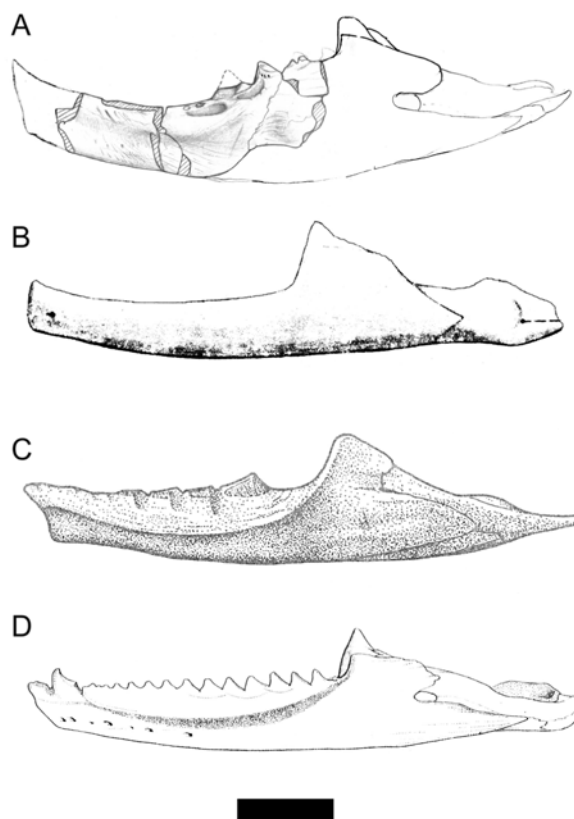


Figura 315. MACN Pv RN1098. Mandíbula reconstruida de *Kawasphenodon* (A), *Sapheosaurus* (B), *Clevosaurus* (C) y *Sphenodon* (D). Escala: 20 mm para A; 7 mm para B y C; 10 mm para D. B de Cocude-Michel, 1963; C de Fraser, 1988; D de Throckmorton *et al.*, 1981.

En su vista medial, la región preservada de la mandíbula muestra el extremo anterior de la faceta para el angular, pero la parte preservada es muy anterior como para exhibir partes de las regiones coronoidea o prearticular. No preserva evidencias de

dientes anteriores al nivel de la faceta para el angular.

Como en *Sphenodon*, el canal de Meckel se angosta en la misma región en la que la faceta angular desaparece. La región lateral de la mandíbula, bajo la región de sobrecrecimiento de dentina secundaria que forma el borde labial, muestra surcos angostos y orificios que evidencian vascularización y nervios. Sin embargo, por la posición demasiado posterior de la región preservada de la mandíbula, no hay forámenes mentonianos preservados. El reborde de dentina secundaria presente en el holotipo se halla muy bien preservado. Como en muchos esfenodóntidos (p/ej. *Cynosphenodon*, *Sphenodon*, *Kaikaiifilusaurus*, *Clevosaurus*) esta región sufre comúnmente erosión ósea por la acción de la dentición maxilar. Las facetas de desgaste ocasionadas pueden ser precisas y triangulares en taxones no propalinales, pero en los esfenodóntidos propalinales se forman surcos largos, dirigidos anteroposteriormente, o aún una zona de erosión continua en los derivados esfenodóntidos eupropalinales (esfenodontinos y eilenodontinos). Las facetas de desgaste presentes en *Kawasphenodon* no son precisas sino elongadas, demostrando así movimientos propalinales relativamente extensos.

La mandíbula del holotipo preserva cuatro dientes adicionales así como dos dientes anteriores bastante erosionados, probablemente correspondientes a su dentición eclosional. Los dientes adicionales se hallan separados entre sí por un espacio angosto, apenas el necesario para que los dientes se contacten, y los rebordes labial y lingual no se superpongan con el diente precedente. Los dientes adicionales son de base cuadrada, como en los opistodontes, pero con cierta compresión labiolingual. Presentan estrías en su lado lingual, con dos grandes surcos que desaparecen dorsalmente y un gran surco único posterior en el último diente, que parece ser formado por al menos dos microestrías. El lado labial se halla demasiado desgastado como para preservar surcos o estrías. La superficie anterior de los dientes es recta a cóncava, mientras que el lado posterior es largo y convexo. De este modo, el diente apunta claramente hacia delante y su ápice dorsal se localiza casi al nivel del borde anterior. La esquina anterolingual se continúa a través de un suave reborde que se ve mejor desarrollado sobre el lado labial.

Cuatro especímenes referidos (MACN Pv RN1099a,b,c y 1100) proveen información acerca de detalles en la estructura dental. Dos de ellos pueden ser asignados a la misma especie por su forma similar, caracteres, tamaño y procedencia, mientras que los otros dos son considerados como material de esfenodóntidos indeterminados.

MACN Pv RN1099a es un fragmento de mandíbula que preserva dos dientes

adicionales. El material muestra un desgaste intenso tanto lingual como labialmente, que, sin embargo, no llega a enmascarar las suaves y finas microestriaciones en la base de su lado labial, que forman en conjunto un gran surco central. Esta situación es la opuesta que en *O. rarus*, en el que un gran surco central se presenta en el lado medial. El desgaste del lado lingual, mucho más intenso, alcanza inferiormente parte del hueso mandibular, casi hasta el comienzo del canal de Meckel; no hay surcos linguales preservados en la superficie dental. Ambos dientes preservados muestran rebordes anteriores en sus esquinas labial y lingual, que dan al diente una forma completamente cuadrangular. Los rebordes no se superponen con el diente precedente. El diente posterior presenta una profunda concavidad anterior, que es bordeada por los rebordes anteriores. El diente anterior es básicamente similar, más allá de presentar el extremo quebrado. En el convexo lado posterior hay un surco vertical que constituye uno de los caracteres autapomórficos más conspicuos de *Kawasphenodon*. Este surco posterior está claramente compuesto por una profunda concavidad en la que se alojan numerosas microestrias. El fondo del canal de Meckel está bien preservado y muestra una superficie perforada por tres grandes forámenes.

MACN Pv RN1099b consiste en un único diente localizado sobre un muy desgastado resto de hueso correspondiente a una mandíbula derecha, según lo demuestran claramente las facetas de desgaste muy bien preservadas de ambos lados. El diente muestra la característica estructura de base cuadrada. Una larga franja de hueso desgastado corre a lo largo de todo el costado del diente, alcanzando parte de la dentina secundaria que se desarrolla en su base. En el lado medial, la región desgastada incluye sólo la base del diente. Presenta surcos basales pobremente preservados, que a su vez se hallan parcialmente rellenos con sobrecrecimientos de dentina. La autapomorfía más característica de *Kawasphenodon*, un surco posterior centrado, se evidencia en el lado posterior del diente.

Otros restos asignados a esfenodóntidos son MACN Pv RN1099c y MACN Pv RN1100. Podrían pertenecer al mismo taxón, pero MACN Pv RN1099c es demasiado posterior y MACN Pv RN1100 demasiado pequeño y con rebordes más extendidos. Por estas razones, son considerados aquí como Sphenodontidae indeterminados.

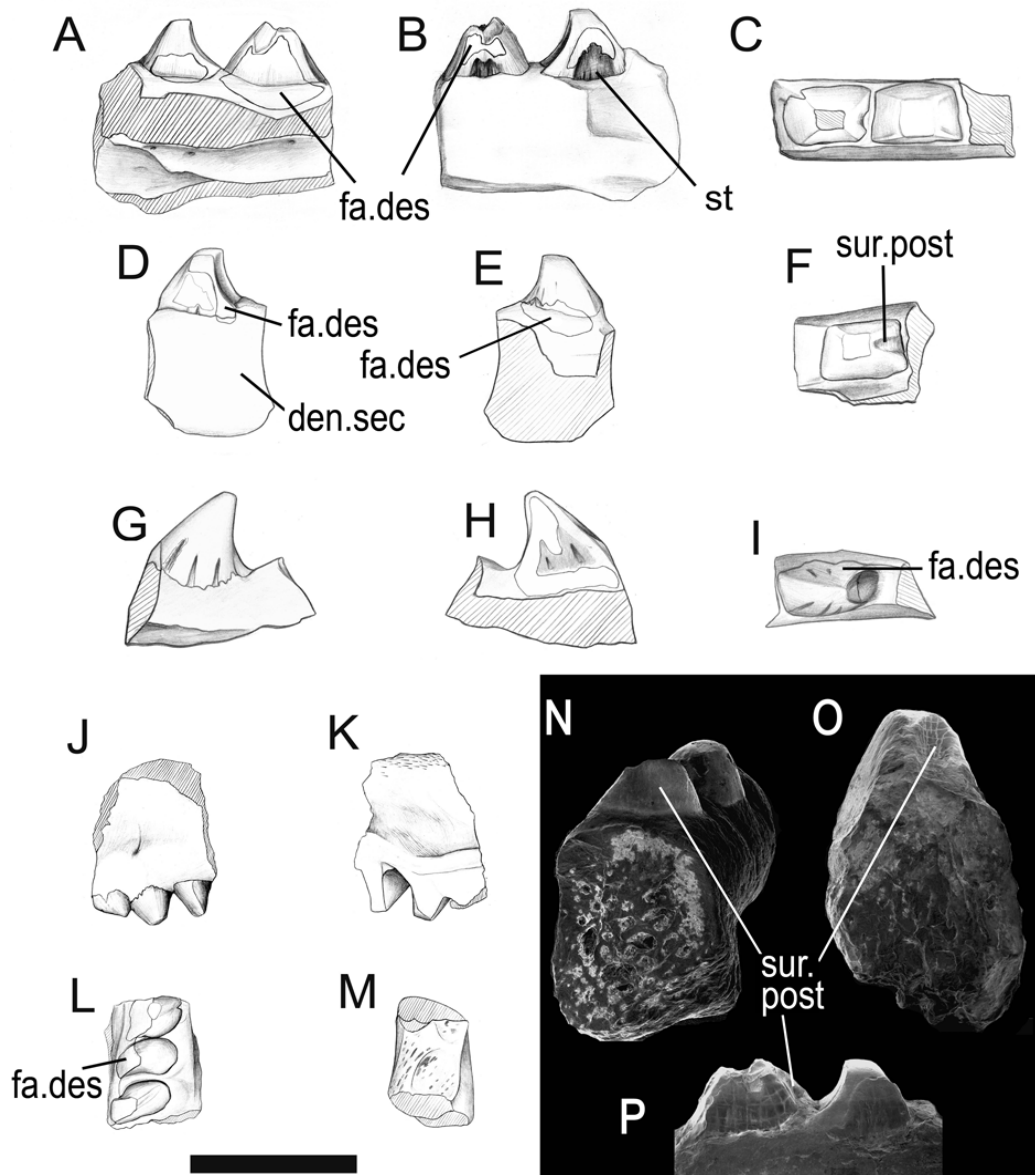


Figura 316. MACN Pv RN1099a (A–C). *Kawasphenodon expectatus*. Mandíbula izquierda en vista lingual (A), labial (B) y oclusal (C). MACN Pv RN1099b (D–F). *Kawasphenodon expectatus*. Fragmento de mandíbula derecha con diente en vista oclusal (D), labial (E) y lingual (F). MACN Pv RN1099c. Sphenodontidae indet. Mandíbula derecha en vista lingual (G), labial (H) y oclusal (I). MACN Pv RN1100. Sphenodontidae indet. Palatino derecho en vista lingual (J), labial (K), ventral (L) y dorsal (M). Imágenes del material de *Kawasphenodon expectatus* bajo MEB en vista posterior (N, MACN Pv RN1099a y O, MACN Pv RN1099b) y labial (P, MACN Pv RN1099a), mostrando el surco posterior. Escala: 10 mm.

**Discusión:** La posición filogenética de *Kawasphenodon* continúa siendo incierta. La morfología general de la mandíbula y la clara tendencia a una condición edéntula lo asemeja a los clevosaurios y algunos safeosaurios (p/ej. *Sapheosaurus*). Sin embargo, los especímenes adultos el extraño safeosaurio *Ankylosphenodon* (Reynoso 2000) no son edéntulos.

Los dientes de base cuadrada y las pocas estrías precisas recuerdan los dientes de los opistodontes (Apesteguía y Novas, 2003). Sin embargo, *Kawasphenodon* difiere claramente de los eilenodontinos por sus escasos dientes adicionales, muy grandes comparados a la altura mandibular. Como en los opistodontes y *Cynosphenodon* (Reynoso, 1996), los dientes se inclinan anteriormente, pero sin desarrollar extensivos rebordes laterales. Como en *Opisthias* (Simpson, 1926), sólo el tenue reborde posterolabial rompe la estructura de sus dientes casi cónicos.

Por la extrema posición posterior de la dentición en la mandíbula, sólo una única faceta de desgaste se halla presente sobre uno de los dientes adicionales. Sin embargo, el característico doble desgaste de los esfenodóntidos está presente en los especímenes más fragmentarios.

Por otro lado, la parte dorsal labial de la dentina secundaria porta marcas profundas causadas por la dentición maxilar. Estas facetas de desgaste, anteroposteriormente elongadas, difieren de aquellas causadas por oclusión precisa en esfenodontes no propalinales, demostrando así movimientos propalinales relativamente extensos. La región anterior a los dientes adicionales, donde se observan restos de dos posibles dientes eclosionales, se halla severamente desgastada y casi enteramente desdentada.

Un aspecto notable de *Kawasphenodon* es la extensión de la región edéntula en un espécimen adulto, tal como ocurre también en *Clevosaurus*, algunos especímenes de *Opisthias* y el edéntulo *Sapheosaurus*. Además, los 11 centímetros en que se estima la longitud de la mandíbula hace de este taxón uno de los mayor esfenodontes conocidos, comparable al safeosaurio *Ankylosphenodon*, que también se asemeja a él en el tamaño y la robustez de la mandíbula.

La naturaleza litoral de la Formación Los Alamitos, con una mezcla de taxones marinos y terrestres, así como las posibles relaciones de *Kawasphenodon* con los safeosaurios acuáticos, sugiere la posibilidad de esfenodóntidos acuáticos poblando las lagunas litorales que constituyeron el ambiente depositacional de la Formación Los Alamitos. Sin embargo, la naturaleza fragmentaria de los restos evidencia cierto grado



de transporte de los huesos.

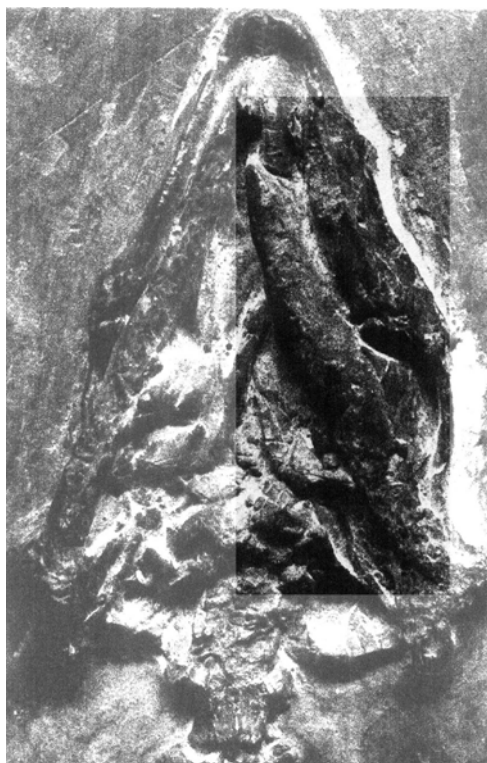


Figura 317. Cráneo de *Sapheosaurus* mostrando la mandíbula pesada y edéntula, semejante a la de *Kawasphenodon*. Modificado de Cocude-Michel (1963).

La presencia de un gran esfenodóntido no-eilenodontino de masticación propalinal, quizás un safeosaurio, en los afloramientos del Campaniano Tardío del norte patagónico, sumado al eilenodontino ya conocido del Cenomaniano-Turoniano de “La Buitrera”, y el esfenodontino *Sphenodon* de Nueva Zelanda, proporcionan un panorama muy complejo para la diversidad post-Albiana de esfenodóntidos en el hemisferio sur. Además, junto con los materiales del Bajo de Santa Rosa, como el maxilar de un esfenodonte de gran tamaño (MML-Pv 42) de los afloramientos de la Formación Allen (Apesteguía y Rougier, 2007) proporciona apoyo adicional a la idea de la supervivencia de este grupo como un componente importante de los últimos ecosistemas terrestres meridionales del Cretácico.

MACN Pv RN1099c, un material adicional que no ha sido referido a la misma especie, es un diente completo y bien preservado adosado a un fragmento de hueso proveniente de la misma localidad. Su contorno agudo, ubicación descentrada y leve desgaste indican una posición posterior. Dada su inclinación lateral (tanto en fragmentos

posteriores maxilares como dentarios la inclinación es siempre lateralmente orientada), la faceta de desgaste se desarrolla sobre la superficie lateral inclinada. Esto solo es posible en un dentario, porque un diente maxilar de esfenodóntido sólo puede tener una faceta de desgaste medial; *ergo*, la pieza pertenece a un dentario derecho. Su faceta de desgaste única no alcanza el extremo del diente. El agudo extremo no desgastado apunta hacia delante alcanzando un nivel mas allá de la cuadrangular base del diente.

Los dos surcos linguales principales se preservan bien. Un surco más, levemente posterior a los otros, está presente. Debido a su posición posterior y al hecho de estar formado enteramente por microestriaciones incluidas en un surco mayor, representa probablemente el surco posterior típico de *Kawasphenodon*. El surco adicional está en el lado posterolingual, pero mucho más estrecho que en MACN PV RN1099a y b. El lado lateral, que muestra al menos dos surcos fuertemente gastados, es anteriormente extendido y formando un extenso reborde.

MACN Pv RN1100 es un palatino derecho incompleto que preserva parte de la faceta tuberosa para el hueso prefrontal, pero no la muesca para el nervio maxilar. Los dientes son más pequeños, menos cuadrados y más estrechamente empaquetados que los otros especímenes, pero como esto puede ocurrir en la dentición palatina, la evidencia es escasa como para proponer un taxón diferente. La forma de los dientes se asemeja a la de la dentición superior de *Opisthias* por tener desarrollado un sólo reborde posterolabial moderado. Los tres dientes adicionales preservados son algo cónicos, con su extremo levemente inclinado hacia atrás y las caras posteriores levemente cóncavas. Disminuyen de tamaño anteriormente. El reborde posterolabial oculta el límite anterior del diente siguiente, como en los opistodontes. El crecimiento excesivo de la dentina que cubre las bases del tercero al segundo diente se asemeja a la condición en *Kaikiafilusaurus*. La ausencia de un diente palatino empalador lo diferencia de los Sphenodontinae (Evans 1992; Apesteguía y Novas 2003).

### **10. 3. UN POSIBLE ESFENODONTE EN EL CRETÁCICO DE ALAVA, IBERIA**

---

La supervivencia de los esfenodóntidos en el Cretácico Tardío de los continentes del sur fue demostrada recientemente por numerosos hallazgos (p/ej., Apesteguía y Novas 2003; Apesteguía y Rougier, 2007). Si bien los esfenodóntidos fueron originalmente abundantes en toda Pangea y permanecieron con evidente éxito en

Laurasia hasta fines del Cretácico Temprano (Reynoso, 1997; 2000; Throckmorton *et al.*, 1981), hacia el Cretácico Medio quedaron restringidos a los continentes del sur, donde aún viven (p/ej., Gorniak *et al.*, 1982).

Otros tetrápodos, como los dinosaurios saurópodos, fueron abundantes durante el Jurásico (p/ej., *Europasaurus*) y hasta el Cretácico temprano (p/ej., *Ornithopsis*), pero se extinguieron en Laurasia probablemente hacia los inicios del Cretácico Tardío. Sin embargo, la hipótesis más aceptada (Salgado *et al.*, 1997; *contra* Wilson y Sereno, 1998) es que ese linaje repoblaría luego varias regiones laurásicas a través de los extendidos contactos terrestres entre Sudamérica y Norteamérica, Nordáfrica-Iberia-Europa continental, y tal vez un temporario contacto de la India con otras masas continentales (Rage, 2003). Estos puentes habrían provisto también un acceso de las faunas terrestres del sur hacia Norteamérica, Europa y Asia hacia fines del Cretácico Superior (Le Loeuff, 1993).

Hallazgos recientes demostraron no sólo la presencia sino también la abundancia numérica e importancia ecológica de los esfenodontidos, en especial los eilenodontinos entre las faunas del Cretácico Tardío de los continentes del sur (Apesteguía y Novas 2003; Simón y Kellner, 2003; Martinelli y Forasiepi, 2004; Apesteguía, 2005a; Apesteguía y Rougier, 2007), dejando abierta la posibilidad de que hayan alcanzado el hemisferio norte a través de los puentes terrestres de fines del Cretácico.

La descripción de numerosos lepidosaurios entre los materiales colectados en la rica localidad maastrichtiana de Laño, País Vasco (Rage, 1999), posibilitó el reconocimiento de algunos pequeños tetrápodos de afinidades gondwánicas; siendo las más conspicuas las serpientes “madtsoidas” (Rage, 1999).

Gran parte de la fauna cretácica reconocida en las localidades de la franja sur de Europa representa un origen mixto o “eurogondwánico”, tal como fuera considerado por Le Loeuff (1991) en base a propuestas de Nopcsa (1923), seguidas por Apesteguía *et al.* (2007c) y desestimadas por Pereda Suberbiola (2007).

De estas localidades, es posible que exista una diferencia de importancia entre las que representan etapas previas al Campaniano frente a las posteriores. Es en las últimas en las que las afinidades gondwánicas son más evidentes, pero también es en las mismas que se han hallado la mayor cantidad de fósiles.

La localidad de Laño, ubicada en la región de Álava, Euzkadi, España, ha provisto una notable variedad de fósiles correspondientes a rocas de fines del Cretácico Superior

(Maastrichtiano), incluyendo un dinosaurio saurópodo bien preservado (Sanz *et al.*, 1999).

Entre los restos fósiles provenientes de la localidad de Laño, se ha descrito el ejemplar MCNA 6401, descrito como *Lacertilia* indet., consiste en dos dientes fijados a un fragmento de hueso. El material, en especial por la forma escuamiforme de sus dientes, resulta notablemente similar a los de los esfenodóntidos eilenodontinos. Sin embargo, debe destacarse que el autor no ha visto el material en persona ni logrado obtener otras vistas que las publicadas.

### **Sistemática**

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839; Haeckel, 1866

Rhynchocephalia Günther, 1867 *sensu* Gauthier *et al.*, 1988

Sphenodontia Williston, 1925

Sphenodontidae Cope, 1869

Opisthodontia Apesteguía y Novas, 2003

Eilenodontinae indet.

### **Material :**

MCNA 6401 (Museo de Ciencias Naturales de Álava, País Vasco, España), consistente en dos dientes adicionales completos adosados a su fragmento original de hueso.

**Localidad y estratigrafía:** Yacimiento fosilífero de Laño, 25 km. al sur de Victoria-Gasteiz, Unidad B (Campaniano- Maastrichtiano Temprano) de la cuenca Vasco-Cantábrica.

**Descripción:** El hueso portador no ha podido ser identificado como perteneciente al maxilar o a la mandíbula, pero los dientes se encuentran bien preservados, permitiendo su comparación.

La descripción original consideraba la implantación de estos dientes como pleurodonte, lo que llevó a una asignación como escamado (Edmund, 1969). Sin embargo, es posible que esto se haya debido a los sobrecrecimientos de dentina característicos de los dientes acrodontes de los esfenodóntidos eilenodontinos que dificultan la apreciación de la pieza.

Los dientes preservados, como en otros opistodontes son puntiagudos rostralmente y de extremos fuertemente encimados, formando en su totalidad un borde cortante en forma de sierra. Como caracter diagnóstico de eilenodontinos presenta también (si bien someramente) en *Opisthias*, los dientes son amplios transversalmente, llevando cada uno un par de rebordes labiales y linguales que se imbrican con el diente precedente. Estos rebordes son evidentes en el material de Álava en el lado que Rage (1999) considera medial.

Estos rebordes bilaterales se hallan bien desarrollados y son evidentes en el nuevo material, así como lo son los rebordes de dentina que cubren la base del diente precedente y su relación con el hueso portador. Tal como en todos los esfenodóntidos, el material de Laño muestra ser acrodonte.

Si bien el grado de preservación puede resultar un factor de confusión, la superficie del diente parece verse limpia y desprovista de estrías como las evidentes en los dientes maxilares de *Opisthias*. Sin embargo, debe notarse que la pieza no muestra en ningún caso el intenso desgaste a dos lados típico de los esfenodóntidos corona eupropalinales. Este aspecto es común en los dientes de la región posterior del maxilar y el dentario de especímenes no adultos, mientras que las regiones media y anterior de las mandíbulas se desgastan con facilidad.

**Discusión:** Si bien la naturaleza fragmentaria de la pieza no permite llevar a cabo mayores comparaciones, los caracteres diagnósticos son evidentes y permiten su reconocimiento como un esfenodóntido opistodonte. Este tipo de lepidosaurio fue ya reconocido en rocas del Cretácico Inferior de la Purbeck Limestone en Inglaterra (Evans y Fraser, 1992), pero los rebordes bien desarrollados a ambos lados así como la ausencia de estrías, avalan una asignación más precisa entre los Eilenodontinae, reconocidos hasta el momento sólo en América del norte y sur.

A diferencia del material de *Pelecymala* (Fraser, 1986), que evidencia la existencia de esfenodóntidos herbívoros en el Triásico de Inglaterra, probablemente pertenecientes a una radiación diferente, no relacionada a los opistodontes eilenodontinos, como lo evidencian sus dientes bastante diferentes.

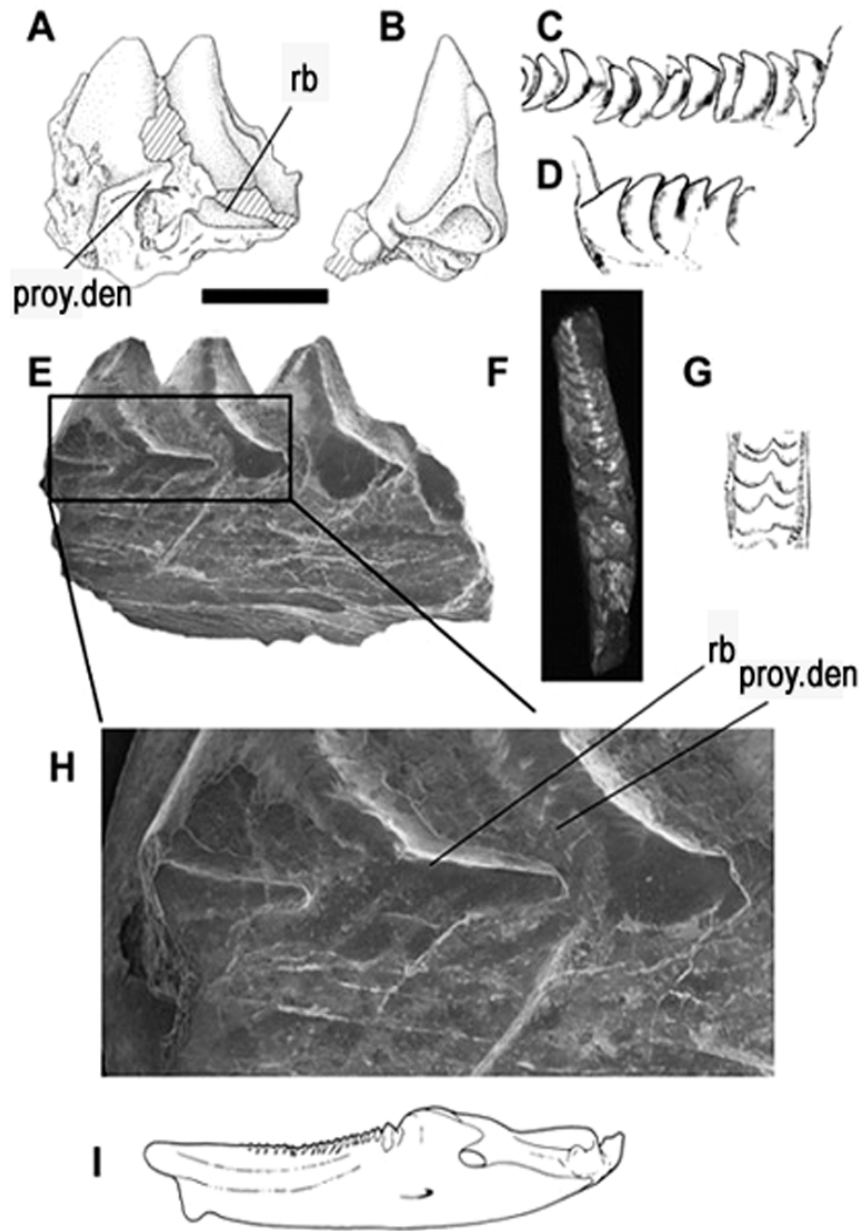


Figura 318. MCNA 6104. Fragmento de hueso de esfenodonte eilenodontino. Hueso con dos dientes insertos en vista lateral y medial (A, B, modificados de Rage, 1999). Esquemas mostrando la mandíbula de *Kaikaifilusaurus* en vista lingual (C) y labial (D). Imagen bajo MEB de la mandíbula de *Kaikaifilusaurus* (E) con detalles (H) mostrando los rebordes dirigidos anteriormente y el desgaste. Fotografía (F) y esquema (G) de una mandíbula de *Kaikaifilusaurus* en vista oclusal. Mandíbula de *Kaikaifilusaurus* en vista labial (I). Escala: 10 mm.

Considerando que Iberia estuvo relacionada a Gondwana durante parte de su historia geológica (Scotese, 1997; Smith *et al.*, 1994), y los fósiles colectados en localidades del Campaniano-Maastrichtiano de Europa evidencian una gran afinidad con los continentes del sur (p/ej., Cavin, 1999; Lapparent de Broin y Murelaga, 1999; Sanz *et al.*, 1999), es posible suponer la existencia de algún tipo de relación. La misma puede haber sido de contacto tardío *via* Africa, donde otros linajes de esfenodóntidos fueron reconocidos para el Cretácico Temprano (Evans y Sigogneau Russell, 1997; Ross *et al.*, 1999) o, por el contrario, representar fauna relictual. De este modo, se estaría apoyando la propuesta eurogondwánica de Le Loeuff (1991). Mucho más improbable resultaría una *via* Sudamérica-Norteamérica-Asia-Europa, una ruta mucho más extensa. En el estado de conocimiento de la historia de los esfenodóntidos de fines del Cretácico y sus relaciones de parentesco, no pueden evaluarse confiablemente sus relaciones filogenéticas.

**Conclusiones:** Los caracteres exhibidos por el espécimen MCNA 6401 sugieren fuertemente su pertenencia a los Eilenodontinae. La presencia de un esfenodóntido eilenodontino en el Cretácico más tardío del norte de Iberia sólo puede ser atribuida a una presencia inadvertida desde tiempos neopangéicos o por el ingreso del grupo durante la conexión Gondwana-Laurasia de fines del Cretácico.

Si la conexión fue *via* Africa, esto significa que los esfenodóntidos eilenodontinos estuvieron presentes en África hasta fines del Cretácico terminal. Por otro lado, el grupo podría haber alcanzado África durante tiempos pre-Campanianos *via* India- Somalia Oriental (Rage, 2003).



## 11. RELACIONES FILOGENÉTICAS

*“El astrónomo hizo, entonces, una gran demostración de su descubrimiento en un Congreso Internacional de Astronomía. Pero nadie le creyó por culpa de su vestido. Las personas grandes son así. Felizmente para la reputación del asteroide B 612, un dictador turco obligó a su pueblo, bajo pena de muerte, a vestirse a la europea. El astrónomo repitió su demostración en 1920, con un traje muy elegante. Y esta vez todo el mundo compartió su opinión”.*

El Principito, A. de Saint-Exupéry, 1951

### 11.1 ANTECEDENTES. PROBLEMÁTICA Y ANÁLISIS PREVIOS

---

Los Rhynchocephalia Günther, 1867 *sensu* Gauthier, Estes y De Queiroz (1988) constituyen un grupo natural de reptiles de aspecto lacertiforme, moderadamente diversificados, considerados como el grupo hermano de los Squamata, conformando juntos el grupo que conocemos como Lepidosauria (Duméril y Bibron, 1839; Haeckel, 1866; Carroll, 1977; Evans, 1984; Benton, 1985, Gauthier *et al.*, 1988). En el esquema evolutivo de Robinson (1976), se han seguido las relaciones de acuerdo a la funcionalidad alimentaria de esos grupos.

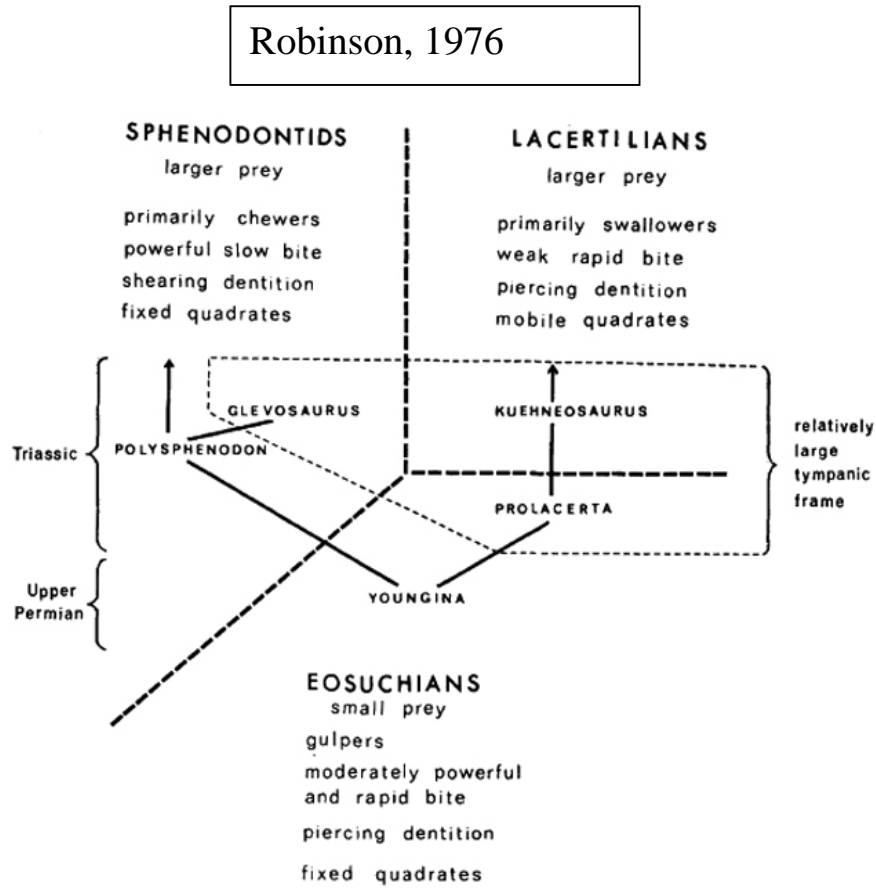


Figura 319. Relaciones evolutivas de los lepidosaurios incluyendo a los esfenodóntidos *Polysphenodon* y *Clevosaurus*. Tomado de Robinson (1976).

Aunque relacionados originalmente con los agámidos (Gray, 1842), la suma de aparentes plesiomorfías evidentes en *Sphenodon*, como la barra infratemporal completa y la presencia de un cuadradoyugal, hicieron que Günther (1867:626) los diferenciara de los lacertilios, aunque permanecieron incluidos entre los Squamata. Romer (1966) los excluyó de ese grupo dando a Rhynchocephalia una entidad propia entre los Lepidosauria. La revisión de Kühn (1969) de los Sphenodontidae definió a ese agrupamiento en tres subfamilias, Brachyrhinodontinae, Homoeosaurinae y Sphenodontinae, con los ocho géneros fósiles bien conocidos entonces y *Sphenodon*.

Los estudios de Carroll (1977) y Gauthier *et al.* (1988) han contribuido sustancialmente a clarificar las relaciones de estos reptiles y definieron Rhynchocephalia para referirse a un clado mas inclusivo que comprende a *Gephyrosaurus* Evans, 1980 (Jurásico Temprano, Inglaterra) y los restantes taxones que conforman Sphenodontia.

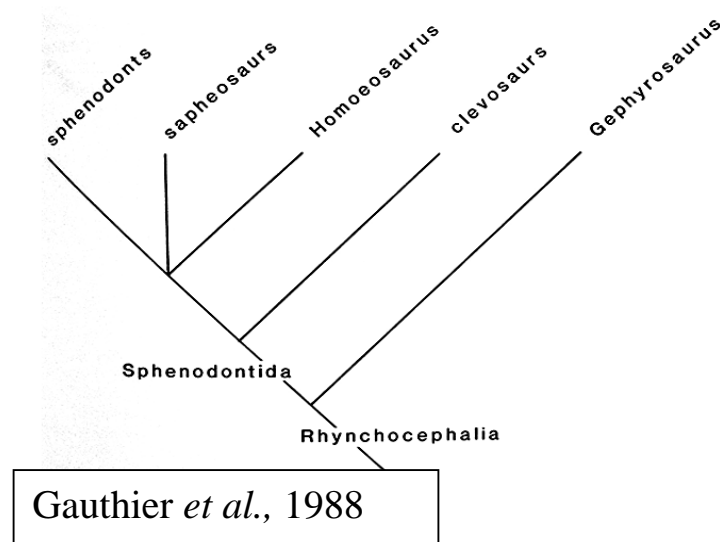


Figura 320. Relaciones filogenéticas cladísticas de los rincocéfalos. Tomado de Gauthier *et al.*, 1988. El nombre informal de “sphenodonts” se refiere al grupo corona eupropalinal.

Con respecto al nombre Sphenodontia, se sigue la recomendación de Benton (1985) que sugiere otorgar preferencia a Sphenodontia Williston, 1925 (relacionable al término vernáculo "sphenodontian" o esfenodonte) por sobre Sphenodontida Estes, 1983.

Difiriendo de la propuesta de Owen (1859) y Huxley (1869), Carroll (1977) excluyó a los rincosaurios triásicos de los rincocéfalos. Estudios posteriores sustentaron esta diferenciación considerando a los rincosaurios como un grupo de arcosauriormorfos (Carroll, 1985a; Benton, 1983, 1985; Evans, 1988; Gauthier *et al.*, 1988).

La monofilia de los clevosaurios ha sido sostenida por Wu (1994) y Reynoso (1996), considerando dentro de dicho grupo a los géneros *Brachyrhinodon*, *Polysphenodon* y *Clevosaurus*.

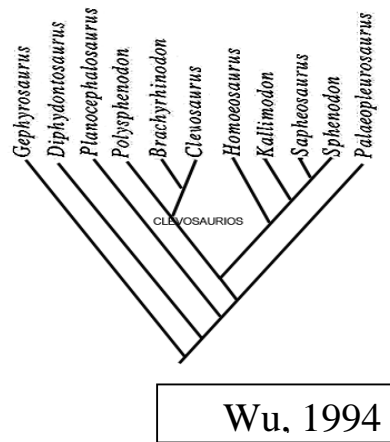


Figura 321. Cladograma mostrando los resultados del análisis filogenético de Wu (1994), donde los clevosaurios se muestran como un grupo monofilético.

Por otro lado, tanto Fraser y Benton (1989) como Wilkinson y Benton (1996) los han hallado parafiléticos, mediante el agrupamiento tanto de *Polysphenodon* o *Brachyrhinodon* con distintos taxones no clevosaurios.

Uno de los principales problemas que han oscurecido el desarrollo reciente del análisis filogenético de los esfenodóntidos ha sido el reconocimiento de los esfenodontinos y sus taxones relacionados, un tema principalmente desarrollado por Reynoso (1996b, 1997).

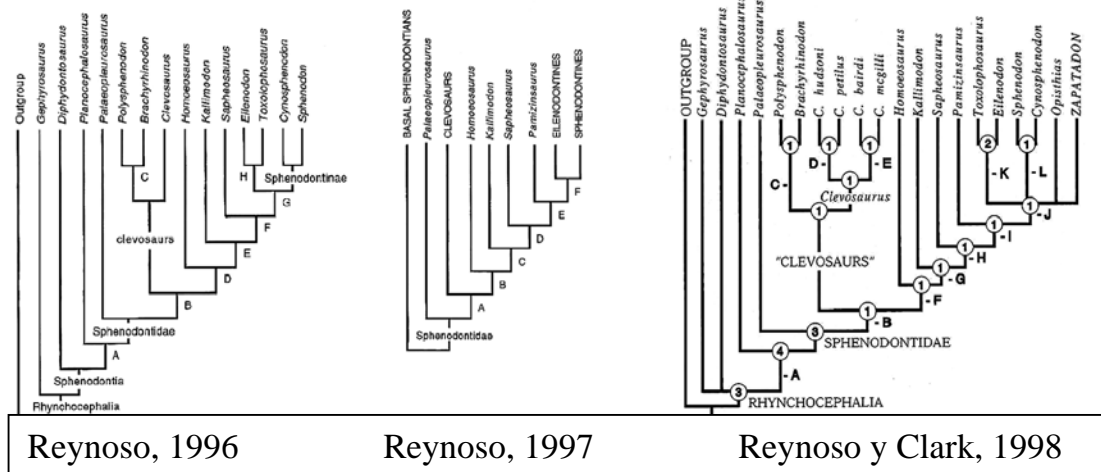
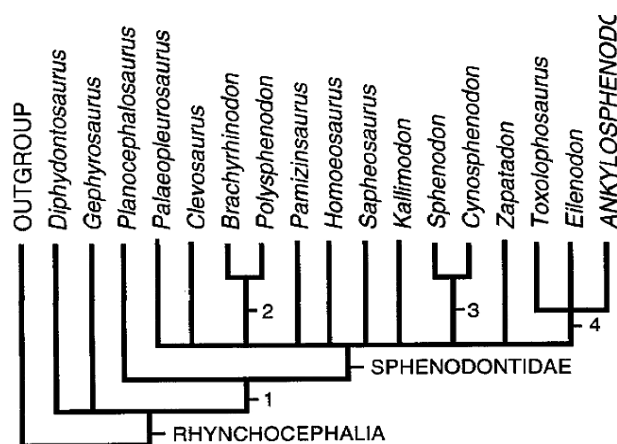


Figura 322. Cladogramas mostrando los resultados de sucesivos análisis filogenéticos llevados a cabo por Reynoso, conforme describía nuevo material, mayormente esfenodontinos o taxones cercanamente relacionados, del Jurásico y Cretácico de México. De izquierda a derecha se nota un aumento en la resolución del grupo corona.

La ubicación de los pleurosaurios también ha sido conflictiva, en especial debido a la alta modificación que este grupo presenta. Reynoso (1996) y Wu (1994) los han considerado cercanos al grupo corona, mientras que Fraser y Benton (1989) y Wilkinson y Benton (1996) los consideraron como grupo hermano de *Kallimodon*, lo que sin duda halla sustento en las especializaciones acuáticas del último. No obstante, el hallazgo de *Ankylosphenodon pachystosus*, un esfenodóntido acuático muy derivado, probablemente relacionado a los safeosaurios, empobreció nuevamente el panorama filogenético por el alto número de caracteres convergentes o muy especializados que presenta.



Reynoso, 2000

Figura 323. Cladograma resultante del análisis filogenético desarrollado por Reynoso (2000) al descubrir *Ankylosphenodon*. Nótese la disminución en la resolución que conllevó la inclusión de este derivado safeosaurio. Una de las principales raíces del problema es el escaso conocimiento que aun se tiene de todos los safeosaurios.

En 2001, Evans y colaboradores publicaron materiales de esfenodontes provenientes del Jurásico Temprano de la India. Aunque estos materiales deberían contribuir sustancialmente al conocimiento filogenético del grupo, el hecho de que sean materiales muy fragmentarios y desarticulados ha dificultado su utilidad filogenética, más allá de la esforzada descripción e interpretación de esos autores.

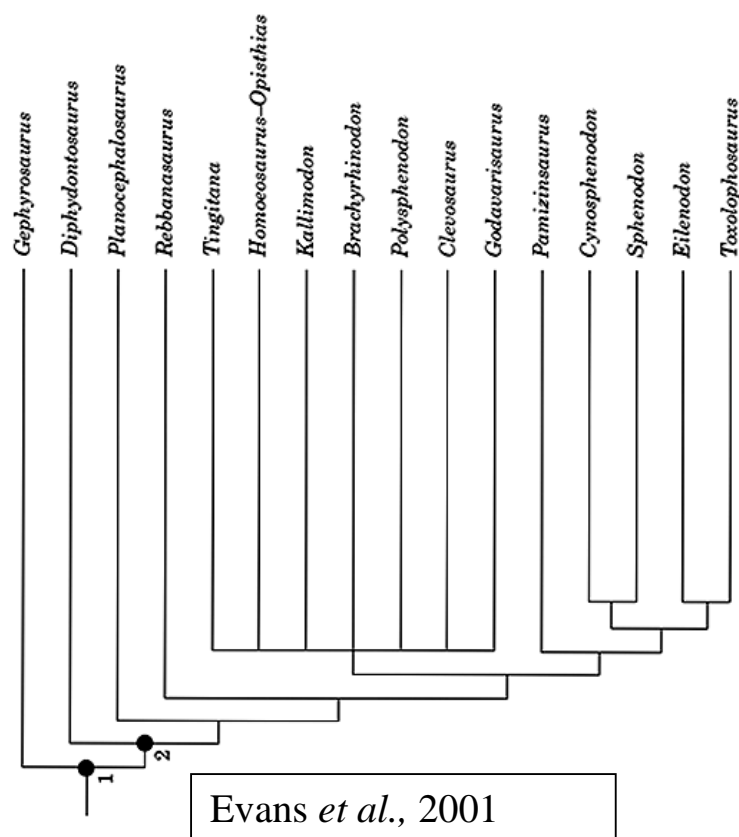


Figura 324. Resultado del análisis filogenético desarrollado por Evans et al (2001) sobre los materiales del Jurásico de India, denominados *Godavarisaurus* y *Rebbanasaurus*. Nótese que los autores basaron su análisis en los resultados de Reynoso de 1996 y 1997, previos a la descripción de *Ankylosphenodon*.

Otro tema de importancia ha sido el conocimiento anatómico tanto de *Opisthias* como de los eilenodontinos, en especial *K. avelasi* que, como importantes integrantes del grupo corona, han permitido tapar numerosos baches anatómicos del registro. En el caso de *Opisthias*, el reconocimiento de varios taxones adicionales y numerosos especímenes en el material de la Formación Morrison (ver capítulo del Jurásico Superior), permitieron diferenciarlo con claridad de *Homoeosaurus* (Fraser y Wu, 1998), que presenta también importantes rebordes dentales y a *Kallimodon* de *Sapheosaurus*, *Piocormus* y *Leptosaurus*, considerados como diferentes estadios ontogenéticos del mismo género (Evans, 1994).

El grupo corona incluye a los opistodontes y a su grupo hermano, los esfenodontinos, con una forma basal, *Pamizinsaurus* (Reynoso, 1997) y relaciones

internas que tradicionalmente han sido de difícil resolución. La adición de *Pamizinsaurus* al análisis ha resultado problemática “saltando” dicho taxón entre la base del grupo corona y los clevosaurios.

Para analizar las relaciones de *K. avelasi* con otros esfenodóntidos, Apesteguía y Novas (2003) utilizaron una matriz de datos de 67 caracteres y 16 taxones que incluyó información novedosa de *Opisthias rarus* y *Eilenodon robustus* obtenida de los respectivos holotipos más material adicional del Los Angeles County Museum, en estudio por el autor (*O. rarus*: LACM 135531, 128170, 120542, 135331, 92030; *E. rasmusseni*: LACM-NCN 9).

La matriz fue analizada cladísticamente con NONA (versión 1.8; Goloboff, 1993) utilizando la interfaz gráfica proporcionada por el programa WinClada (Nixon, 1999), que resultó en un único árbol mas parsimonioso (L=140; CI=0.63; RI=0.71). *Squamata* y *Diphydontosaurus avonis* fueron utilizados como grupos externos, considerando que ambos están por fuera de Sphenodontidae. Dicho análisis constituye el sustento más importante sobre el que se realiza el presente.

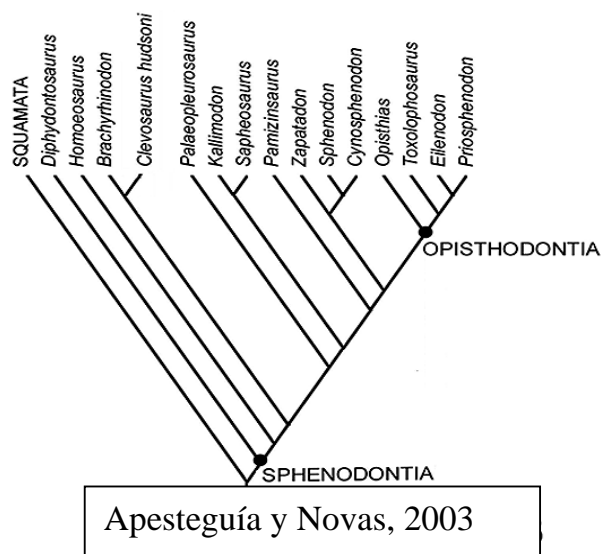


Figura 325. Único árbol resultante del análisis filogenético de Apesteguía y Novas (2003). Las principales diferencias con el análisis presente radican en la posición de *Palaeopleurosaurus* como una forma mas basal que los clevosaurios, la inclusión de *Pamizinsaurus* entre los clevosaurios, la posición de *Homoeosaurus* como grupo hermano del grupo corona y la relación entre los opistodontes, es decir, básicamente, entre *Opisthias* y *Toxolophosaurus*.



Los resultados de Apesteguía y Novas (2003) contemplaron la inclusión de *K. avelasi* entre los Eilenodontinae y la estrecha relación de ese grupo con *Opisthias rarus*, formando el grupo Opisthodontia, definidos como todos los esfenodóntidos mas cercanamente a *K. avelasi* que a *Sphenodon*. Opisthodontia resultó para los citados autores, el grupo hermano de Sphenodontinae (*Sphenodon* y todos los esfenodóntidos más cercanos a ese taxón que a los opistodontes).

## 11. 2. ANALISIS

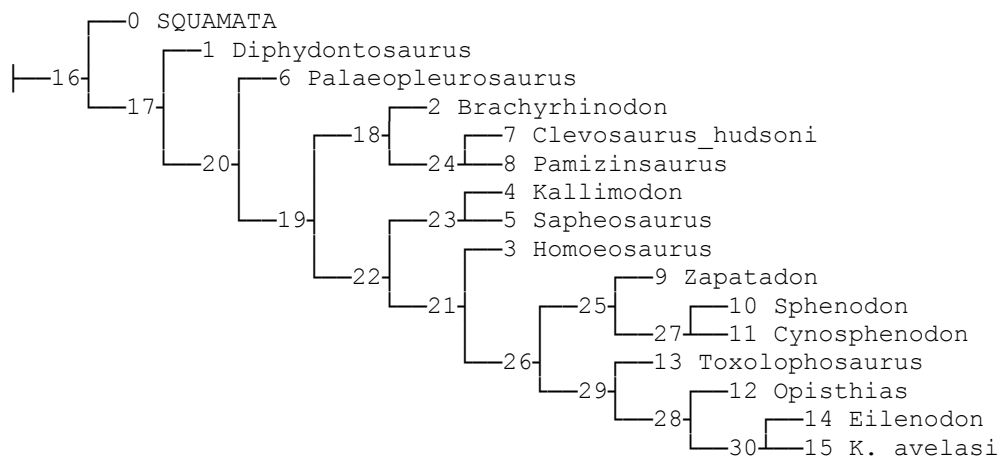
El análisis llevado a cabo en este estudio se realizó mediante el uso del programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003). La matriz de datos fue de 67 caracteres y 17 taxones. La interfaz gráfica utilizada fue la del programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2002).

A partir de dicha matriz, se realizó una búsqueda heurística con 1.000 replicaciones de árboles de Wagner seguidos de TBR, salvando 10 árboles por replicación y previendo el colapso de las ramas de longitud 0.

Se obtuvo de ello un único árbol que exhibe una longitud mínima de 135 pasos, obtenido 672 veces de 1.000. Como dato interesante, la experimentación con árboles subóptimos de hasta 3 pasos más largos, el número de árboles obtenidos se incrementó sólo hasta 3, lo que destaca la robustez del resultado.

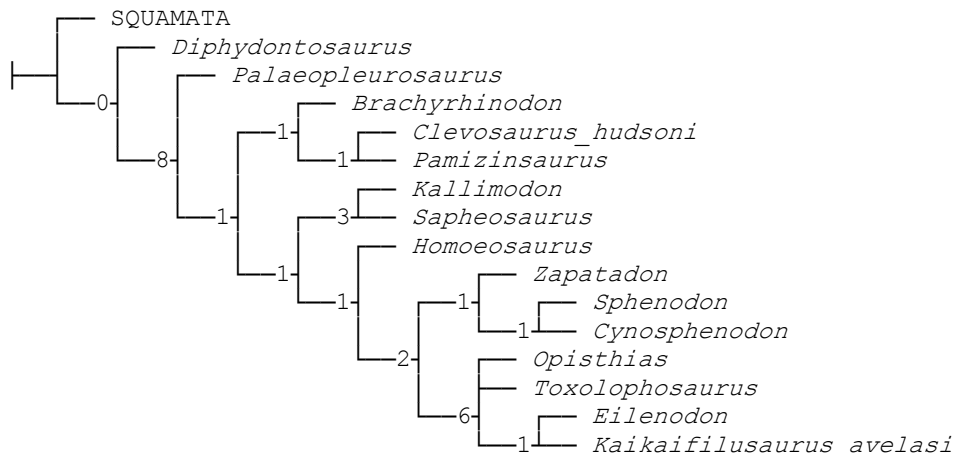
Sobre el árbol obtenido se mapearon las sinapomorfías y los valores del soporte de Bremer y “Jackknifing”. En el Apéndice 4 se puede observar el mapeo de sinapomorfías en nodos de importancia (APO).

Arbol 0:



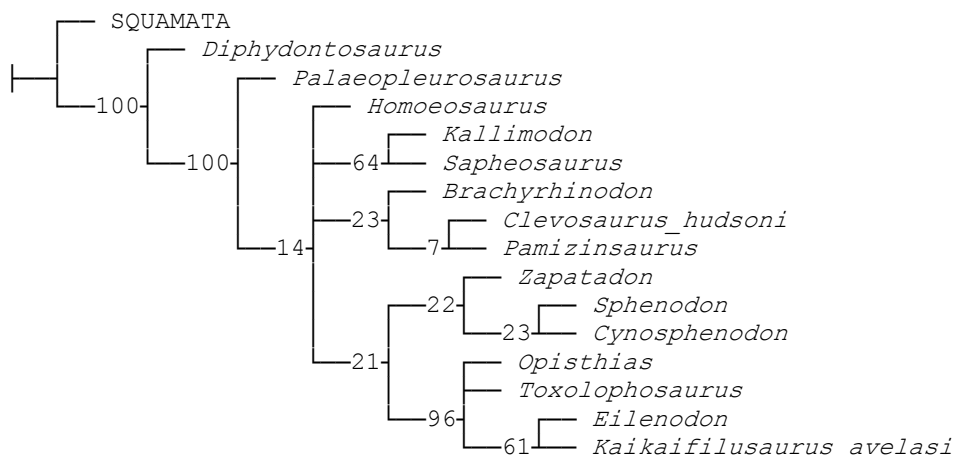
### 11.2.1 Soporte de Bremer absoluto

Los valores de Bremer muestran que los dos grupos mejor soportados son el de los esfenodóntidos (8) y el de los opistodontes (6).



### 11.2.2 Jackknifing

Los valores obtenidos, coherentes con lo observado para el Soporte de Bremer, muestran como los grupos mejor soportados a los opistodontes (96) y a los esfenodóntidos (100).



Soporte grupal promedio: 37.9

Remuestreo completo en 2,84 segundos.

### 11. 3. RESULTADOS

---

Según los resultados del presente análisis, tanto los Sphenodontidae como los Opisthodontia parecen ser grupos bien sustentados. El mismo difiere del análisis de Apesteguía y Novas (2003) en varios aspectos. La posición de *Palaeopleurosaurus*, que en dicho análisis representaba la forma más basal de esfenodóntidos estenoparietales, resulta en el presente análisis una forma más basal aún que los clevosaurios, es decir, un Sphenodontidae basal, tal como fuera obtenido por otros análisis (e.g., Reynoso y Clark, 1998). Su fuerte divergencia morfológica con otros esfenodóntidos y sus semejanzas con los pleurosaurios entran en conflicto en cuanto a las planteadas relaciones con las otras formas marinas como *Kallimodon* y los safeosaurios.

Sin embargo, esta posición es coherente con su estructura palatal no-eupropalinal, diferente de la de los pleurosaurios. Estos últimos serían, de este modo, en forma afin a la planteada por Dupret (2004), grupos relacionados a los safeosaurios, muy cercanos al grupo corona y sus similitudes con *Palaeopleurosaurus* se deben a paralelismos.

Otra diferencia resulta en la inclusión de *Pamizinsaurus* entre los clevosaurios, rescatada en el árbol resultante. Difiriendo, para Reynoso (1997); Reynoso y Clark (1998); Evans *et al.* (2001) y Apesteguía y Novas (2003), ese taxón resultaba muy cercano a la base de los esfenodóntidos corona eupropalinales. De los muchos taxones considerados entre los clevosaurios, sólo se han utilizado dos en el presente análisis. Sin embargo, el conflicto generado con *Pamizinsaurus* evidencia la necesidad de realizar un análisis más completo que incluya más especímenes de clevosaurios.

Los caracteres que unen a *Pamizinsaurus* con *Clevosaurus* son 6(1) y 34(2). Los que lo unen a Clevosauridae (nodo 18) son 0(2), 4(1), 5(1), 9(1), 23(2) y 55(1). Dado que *Pamizinsaurus* es un espécimen juvenil de un taxón poco conocido, es recomendable buscar más información sobre esta forma. Debe notarse que *Pamizinsaurus* resultó ser el taxón más conflictivo del análisis, según la búsqueda de conflictos del TNT.

La posición filogenética de *Homoeosaurus* fue resuelta en el presente análisis como taxón hermano del grupo corona. Esta posición, que difiere de la mayoría de los análisis de otros autores, en los que se lo posiciona más lejano incluso que *Kallimodon* y *Sapheosaurus*.

Las relaciones internas de los opistodontes, es decir, básicamente, entre

*Opisthias* y *Toxolophosaurus*, difieren de análisis previos. Esto obedece sin dudas a que *Toxolophosaurus* está muy poco conocido ya que sólo se conocen las mandíbulas excluyendo la parte glenoidea, por lo que consideraría apresurado considerarlo una forma más basal que *Opisthias* dentro de los Opisthodontia. Sin duda, otros análisis variarán su posición en el grupo. Lo cierto es que la relación cercana entre *Eilenodon* y *Kaikaiifilosaurus* no varía.

#### 11.4. TIEMPO DE DIVERGENCIA DE LOS LINAJES

---

El momento de divergencia entre los diversos linajes de amniotas ha sido calculado de muchos modos, en general con la ayuda del calibrado provista por los fósiles.

Fraser y Benton (1989) han propuesto que la divergencia entre escamados y rincocéfalos habría ocurrido durante el Triásico Medio. Concordantemente, el trabajo de Rest *et al.* (2003) basado en ADN mitocondrial da para la divergencia de esos linajes 230 millones de años.

Además, proveen las edades de divergencia para 4 grandes linajes de amniotas, calibrados con fósiles:

- Chelonia: 220 millones de años atrás.
- Arcosauria: 245 millones de años atrás.
- Lepidosauria: 230 millones de años atrás.
- Reptilia (Chelonia+Arcosauria): 285 millones de años atrás.

En los lepidosaurios, el registro se inicia en el Triásico Superior, pero se ha puesto el punto de inicio en el Triásico Medio en virtud de las propuestas filogenéticas y moleculares.

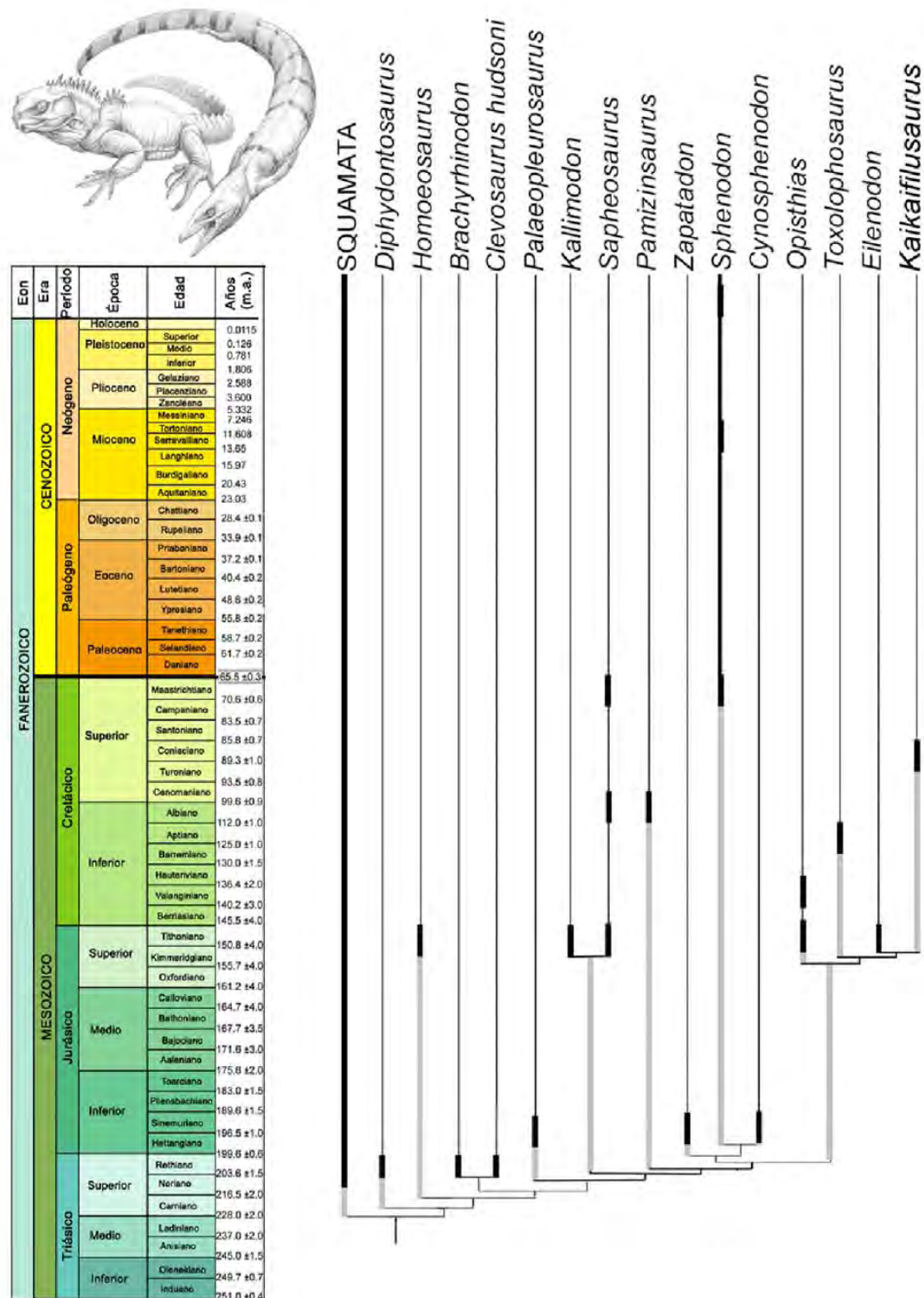


Figura 326. Cladograma calibrado de los linajes de esfenodontes según análisis filogenético aquí desarrollado. En franjas negras, la presencia evidenciada por los fósiles. En franjas grises las presencias inferidas por *timing* de cladogénesis. Columna estratigráfica modificada de Gradstein *et al.* (2004). El punto de origen de los linajes se

ha establecido sobre el punto mismo de hallazgo del taxón con el fin de evitar inferencias sobre los tiempos de estasis. Nótese los dos fuertes eventos cladogenéticos ocurridos en el Triásico Superior y Jurásico Superior.

### 11.5. SOPORTE DE LOS CLADOS DE IMPORTANCIA PARA EL CRETÁCICO

---

Los resultados del análisis proveen soporte robusto para los Sphenodontidae y para el grupo corona de esfenodontidos eupropalinales, incluyendo a los Sphenodontinae y los Opisthodontia. El primer número se refiere al carácter y el segundo, entre paréntesis, refiere al estado de carácter.

**Sphenodontinae (nodo 25):** 0(1); 4 (1); 24 (1); 27 (1); 29 (1); 50 (1);

- Índice región anteorbitaria / largo craneano entre 1/3 y 1/4 (25-33% de Sues).
- Índice fenestra infratemporal / largo craneano mayor a 1/4.
- Pterigoides con la región central entre las 3 ramas del hueso elongada.
- Forámen Q-QY agrandado.
- Q-QY con emarginación o concavidad posterior ("conch") reducida (1). Para Reynoso, este carácter es autapomórfico de *Sphenodon* y no informativo. En este carácter el análisis coincide con el de Apesteguía y Novas (2003).
- Dientes maxilares posteriores con rebordes posteromediales pequeños en al menos un diente.

El análisis de Apesteguía y Novas (2003) considera tres caracteres más que, si bien en el presente análisis son desestimados para este grupo, deben ser tenidos en cuenta:

- Palatino con diente empalador hipertrofiado en la región anterior.
- Segunda vértebra sacra sin proceso posterior.

**Opisthodontia (nodo 29):** 34 (3); 39 (0); 43 (2); 44 (3); 47 (2); 57 (1); 65 (1)

- Mandíbula con sínfisis de tipo amplio con un proceso ventromedial redondeado pero bien definido.

- Proceso coronoides del dentario corto, débil ó ausente (menos de la mitad de la altura mandibular).
- Reemplazo dentario sin reemplazo apreciable en juveniles y adultos, sólo dentición adicional.
- Regionalización dentaria con dientes juveniles pequeños (eclosionales) en la región anterior del maxilar y dentario ausentes, sólo con adicionales acrodontes.
- Ancho marginal de los dientes rectangulares, más anchos que largos.
- Dientes del dentario con rebordes anteromediales presentes.
- Medida absoluta del cráneo mediano, cráneo de 30-90 mm.

En el análisis de Apesteguía y Novas (2003), los siguientes caracteres son considerados como sinapomórficos para este grupo. Sin embargo, en el presente análisis han mostrado una distribución más conflictiva:

- Prefrontal y postfrontal profusamente ornamentados: presente (1).
- Cavidad glenoidea: faceta simétrica con una marcada cresta central anteroposterior (2).
- Amplitud de la dentición marginal (Reynoso, 1996, c.29; Fraser y Benton, 1989, c.27; un estado adicionado por Apesteguía y Novas, 2003): de forma cuadrangular, expandidos lateromedialmente (1).
- Dientes maxilares con un reborde anterolateral: presente (1).

**Eilenodontinae (Nodo 30)**, aunque en este análisis el taxón excluyó a *Toxolophosaurus claudi* como parte de este clado, es muy posible que esto haya ocurrido por la poca información disponible sobre este taxón y todo parece indicar que debiera mantener su posición como taxón mas interno que *Opisthias* dentro de los Opisthodontia.

- Mandíbula con proceso retroarticular reducido y curvado dorsalmente.
- Dentario con proceso posterior muy largo, llega hasta el final de la zona glenoidea.
- Medida absoluta del cráneo grande, cráneo mayor a 100 mm.

En el análisis de Apesteguía y Novas (2003), los siguientes tres caracteres son considerados como sinapomórficos para este grupo. Sin embargo, en el presente análisis han mostrado una distribución más conflictiva:

- Dentario con un proceso coronoideo muy bajo.
- Región periorbital (prefrontales, frontal, postfrontales, postorbital y yugal), en especial los prefrontales profusamente ornamentados (desconocido en *T. claudi*), consecuencia de la fuerte peramorfosis de este taxón.
- Dientes mandibulares rectangulares (más anchos que largos)



## 12. EVOLUCIÓN, TAMAÑO Y BIOGEOGRAFÍA

### 12.1. LA DIVERSIDAD DE LOS NO-DIVERSOS

*'No es la edad, es el kilometraje'*  
Indiana Jones

Durante años, los esfenodontes han sido considerados como "fósiles vivos", poseedores de un sinnúmero de plesiomorfías (p.ej., hemipenes poco desarrollados, braditaxia, pulmones simplificados) que permanecieron intactas a través de sus linajes desde el Jurásico, procedencia estratigráfica de *Opisthias rarus*, de la Formación Morrison. Esta similitud superficial ha hecho que todo el linaje sea tomado como ejemplo de *braditelia*, o "ritmo evolutivo retardado" (Simpson, 1944, 1953).

De hecho, la disminución en las poblaciones de esfenodontidos a lo largo del tiempo geológico se ha asociado a una "senilidad racial", tal como fuera propuesto por Smith Woodward en 1909, durante una conferencia en la British Association for the Advancement of Science, haciendo hincapié en el crecimiento desmesurado y la pérdida dentaria en dinosaurios.

Whiteside (1986) destacó la baja proporción de cambio en el linaje al comentar que en una misma población de *Sphenodon punctatus* puede hallarse una importante variabilidad morfológica. Por ejemplo, la autora comenta que en un espécimen las carótidas y nervios faciales se hallan cubiertos por hueso, produciendo canales vidianos simples, mientras que en otro descrito por Evans (1980), uno de los canales vidianos se halla presente en un lado del cráneo. En otros especímenes, el canal no se encuentra y las carótidas y nervios quedan sólo cubiertos por tejido conectivo (Säve Söderburgh, 1947). En algunos especímenes, el dentario casi cierra el canal de Meckel, mientras que en otros queda completamente abierto. La musculatura masticatoria presenta variaciones importantes también (Haas, 1973). Whiteside (1986) atribuye toda esta diversidad a efectos de deriva génica de un taxón insular como *Sphenodon*.

Lo importante es que existiendo esta diversidad morfológica en *Sphenodon*, cuyas poblaciones actuales se hallan circunscriptas a islas y con pocas posibilidades de aislamiento de tipo alopátrico, no es posible sostener en ellos la idea de una marcada estabilidad genómica.

A pesar de la similitud superficial entre un esfenodontido jurásico como *Opisthias rarus* y el moderno tuatara, en realidad *Opisthias* difiere bastante de

*Sphenodon*. De hecho, la diversidad morfológica registrada o reconocida para el grupo, ya descrita en la Introducción y páginas previas a éstas, ha comenzado en los últimos años a cambiar el panorama. Los hallazgos de nuevos fósiles (p/ej., Reynoso, 2000; Apesteguía y Novas, 2003; Reynoso, 2005) y reinterpretaciones de otros (p/ej., Throckmorton *et al.*, 1981; Carroll, 1985a) han permitido ver en los esfenodontes a un linaje de lepidosaurios altamente diversificado, otrora abundantes y exitosos.

Diferentes morfologías han abierto diferentes caminos en la evolución de los esfenodontes (Carroll y Wild, 1994), en especial a partir del Jurásico, donde las siguientes especializaciones fueron enfatizadas por Reynoso (1997):

- Masticación en los esfenodontinos, aunque en realidad esto puede aplicarse a todos los eupropalinales.
- Machaque en los eilenodontinos.
- Miembros largos en los homeosaurios.
- Esqueletos robustos en los acuáticos saurosauros.
- Especializaciones marinas en los pleurosaurios (adicionada por Carroll y Wild, 1994).
- Coraza de dérmica en esfenodontinos como *Pamizinsaurus* (Reynoso, 1997).
- Adaptaciones presuntamente venenosas en algunos esfenodontinos.
- Resistencia a las bajas temperaturas y gigantismo.

Como puede apreciarse, el grupo ha demostrado una importante plasticidad en el procesamiento de los alimentos, lo que es en especial llamativo en los eilenodontinos (p/ej., *Toxolophosaurus*), parsimoniosamente explicados como poseedores de una dieta herbívora (Throckmorton *et al.*, 1981).

### **Diversidad específica**

Hacia 1996, habían sido descritas unas 30 especies de esfenodóntidos (Huene, 1952; Cocude-Michel, 1963; Fabre, 1973, 1974; Evans, 1980; Fraser, 1982, 1986, 1988; Carroll, 1985a; Whiteside, 1986; Fraser y Benton, 1989; Wu, 1994; Reynoso, 1996), número que se incrementó en unas diez especies más en los siguientes diez años (Reynoso, 2000; 2005; Reynoso y Clark, 1998; Apesteguía, 2003; 2005; Salla, 2005; Apesteguía y Rougier, 2007).

Tal como fuera anticipado por Günther (1867), un mejor conocimiento ha

relacionado a muchas especies fósiles con los esfenodóntidos, lo que ocurriera tanto con los pleurosaurios como con *Toxolophosaurus*, originalmente considerado como un trilofosaurio. Este proceso ha ocasionado un *lectoaumento* en la diversidad del grupo Rhynchocephalia (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988).

Sólo considerando la fauna de la Formación La Boca (México), alrededor de cinco taxones se han colectado, representados por mas de cien especímenes, sin duda el taxón más abundante del lugar, tal como ocurre en La Buitrera, en el sector cuspidal rionegrino de la Formación Candeleros (Reynoso, 1996).

A pesar de su abundancia, los esfenodóntidos han sido comúnmente considerados como reptiles primitivos y poco diversos (Romer, 1956; Porter, 1972; Zug, 1993; Reynoso, 1997).

La diversidad específica descubierta en las últimas décadas en varias asociaciones de pequeños tetrápodos del Triásico Tardío y Jurásico Temprano de Norteamérica y Europa, ha mostrado una diversidad insospechada entre los esfenodóntidos del Mesozoico Temprano (Whiteside, 1986; Evans, 1988; Fraser, 1988; Fraser y Benton, 1989; Gauthier *et al.*, 1988; Sues *et al.* 1994, Wu, 1994).

## **12.2. DESARROLLO HETEROCRÓNICO Y TAMAÑO CORPORAL**

Existen diversos tipos de limitaciones o constreñimientos (del inglés *constraint*) del desarrollo que pueden influenciar cambios evolutivos en forma independiente de la acción de la selección natural (Maynard-Smith *et al.*, 1985). Éstos pueden apreciarse como variaciones en la magnitud y localización del cambio fenotípico durante el proceso evolutivo.

Los cambios multinivel (organísmicos, titulares, celulares, moleculares), que se encuentran determinados genéticamente en la serie de eventos del desarrollo, se conocen como heterocronías y se relacionan con el tiempo de los eventos del desarrollo durante la ontogenia (Morrone, 2000). Los seis tipos de cambios heterocrónicos propuestos por Alberch (1985), se reconocen de acuerdo con la relación entre la trayectoria de desarrollo ancestral y la derivada de dichos cambios (Skelton, 1993), según un eje X que representa al tiempo (t) y un eje Y que representa la forma o el crecimiento lineal de una estructura.

Según Morrone (2000), las heterocronías se expresan morfológicamente en sólo dos formas posibles: la pedomorfosis, que es la retención de caracteres juveniles hereditarios por las fases ontogenéticas tardías de los descendientes (se acortó una fase juvenil del antepasado por lo que el adulto de un organismo derivado se asemeja al juvenil del ancestro) y la peramorfosis, que es la adición de nuevos caracteres en los descendientes sumados al final de la ortogenia (el adulto descendiente sobrepasa el desarrollo morfológico del antepasado por lo que el juvenil de un organismo derivado se asemeja a un individuo senil del ancestro). La pedomorfosis es producida por neotenia (proporción reducida de desarrollo morfológico); posdesplazamiento (inicio retardado del crecimiento) y progénesis (maduración sexual precoz). La peramorfosis es producida por aceleración (proporción aumentada de desarrollo morfológico); predesplazamiento (inicio más temprano del crecimiento) e hipermorfosis (maduración sexual retardada).

Los cambios heterocrónicos suelen afectar en forma independiente a distintos órganos, o huesos en este caso, lo que se conoce como heterocronías disociadas o en mosaico.

El trabajo sobre la osteología del esfenodóntido *K. avelasi* ha permitido reconocer las consecuencias principalmente peramórficas de procesos del desarrollo que actúan sobre distintos huesos o partes de los mismos. Esto puede observarse en algunas líneas alométricas que no parecen haber tenido lugar en otros taxones.

Para interpretar eventos de desarrollo heterocrónico en *K. avelasi* se ha comparado la morfología craneana completa y osteológica individual. Las manifestaciones peramórficas dadas en *K. avelasi* se han comparado en contexto filogenético con el esfenodonte basal *Diphydontosaurus avonis*, el clevosaurio *Clevosaurus hudsoni* y el esfenodontino *Sphenodon punctatus*.

Entre los caracteres que mejor describen la morfología peramórfica presente en *K. avelasi* se encuentran el tamaño desmesurado y el exceso de ornamentación y rugosidades en muchos de los huesos craneanos, así como la extensión de los mismos conformando placas accesorias al desarrollo visto en otros taxones. Por ejemplo, en *Sphenodon* y en algunos casos también en *Diphydontosaurus*, muchos de los huesos son trirradiados y constituyen sólo barras, mientras que en *K. avelasi* se extienden mediante suplementos de poco espesor pero importante extensión.

Difiriendo de lo observable en *K. avelasi*, el desproporcionado tamaño orbitario y la escasa osificación del cráneo de *Sphenodon*, donde la mayor parte de los huesos

están representados sólo por barras describen un aspecto pedomórfico, tal vez generado por neotenia. También se observa en ese taxón una dentición típica de juveniles.

Ya en detalle, uno de los huesos con mayores evidencias peramórficas es el yugal que, extendido posteroventralmente, reduce la fenestra infratemporal.

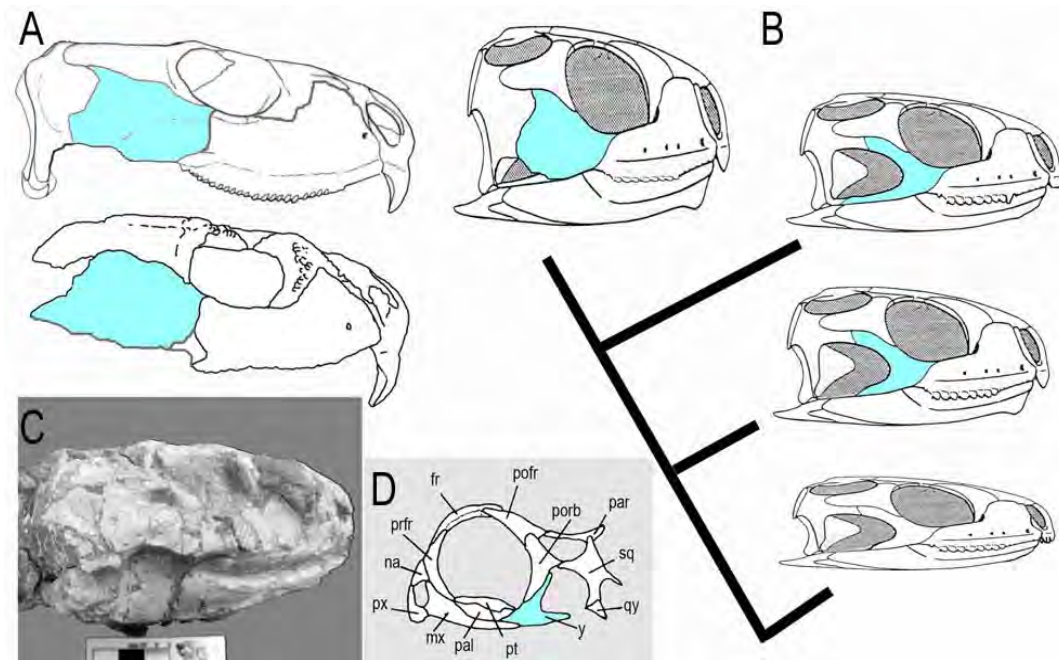


Figura 327. Comparación del tamaño y forma del yugal en especímenes de *K. avelasi* (A, C), una hipótesis del cambio de forma a lo largo de la filogenia (B), donde los dos taxones cuspidales representan a los eilenodontinos (izquierda) y esfenodontinos (derecha) y el yugal en un embrión de *Sphenodon punctatus* (D), modificado de Whiteside (1986) y Howes y Swinnerton (1903).

La extensión posteroventral del yugal resulta ser un proceso que, de continuar, obliteraría toda evidencia de la fenestra infratemporal. Un proceso semejante pudo tener lugar en la evolución de los quelonios a partir de ancestros diápsidos de acuerdo a la hipótesis de Rieppel (1999) partiendo de un cráneo de dos pares de fenestras y llegando a uno anápsido. Una etapa morfológicamente intermedia sería la hallada en un esfenodonte como *K. avelasi*, donde amplias fenestras supratemporales permanecen aún circunscriptas por hueso.

Otro hueso de interés es el maxilar cuyo proceso ascendente crece fuertemente, en especial en sentido dorsal pero también anteroposterior, ocupando más de la mitad de la longitud del hueso.

Lo mismo puede decirse del proceso maxilar del premaxilar, que se extiende posteriormente excluyendo al maxilar del borde narial. Este sobrecrecimiento, que refuerza la región del pico tanto en los eilenodontinos como en los clevosaurios, puede deberse a procesos que resultan en peramorfosis y sobrecrecimiento de ese proceso.

Por otro lado, en la mandíbula, mientras que el dentario crece de un modo importante en altura desde muy temprana edad, el proceso retroarticular del prearticular crece lentamente y queda en los especímenes adultos de muy pequeño tamaño. Además. Se curva dorsalmente de un modo abrupto, lo que no ha podido registrarse con certeza en ejemplares juveniles.

En el caso de los eilenodontinos, el hecho de que ya en los ejemplares mas juveniles se presente la dentición del adulto parece responder al proceso heterocrónico de predesplazamiento.

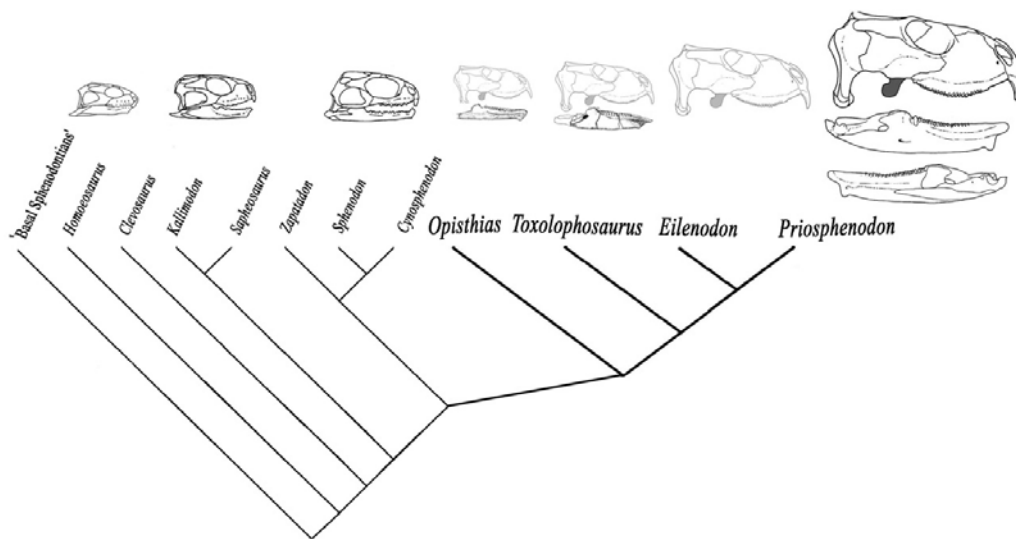


Figura 328: Usando como base el cladograma de Apesteguía y Novas (2003), se muestra el notable incremento de tamaño en el linaje de los opistodontes. Este gráfico está ligado a la filogenia, no al tiempo. En el caso de los opistodontes, donde los cráneos son poco conocidos, se ha utilizado una reproducción grisada del cráneo de *K. avelasi*.

El hueso cuadrado de *Sphenodon*, que se mantiene de muy pequeño tamaño, colapsando la columela, contrasta con el foramen cuadrado-cuadradoyugal que mantiene un tamaño en proporción al hueso que lo contiene comparable al de un

individuo juvenil de cualquier otra especie. En *K. avelasi*, el cuadrado es importante y el foramen cuadradoyugal minúsculo en ejemplares adultos.

La mayor parte de los esfenodontes triásicos y jurásicos son de pequeño tamaño, con cráneos que no exceden los 20 mm. A partir del Jurásico Superior, tal vez en relación a una partición de zonas adaptativas con los lacertilios en plena expansión, comienzan a aparecer esfenodontes de gran tamaño, como los eilenodontinos en tierra y los pleurosaurios en los mares, todos ellos con cráneos de entre 80 y 100 mm.

Durante el Cretácico, se sumó a éstos una radiación muy especializada de saurios de gran tamaño, que incluye al mexicano *Ankylosphenodon* y tal vez *Kawasphenodon*, del Cretácico Superior de Patagonia, ambos con un tamaño craneano de entre 110 a 120 mm.

Ya durante el Terciario o Cuaternario, surgió un grupo de esfenodontinos gigantes, cuyo tamaño y especiales condiciones les facilitó la subsistencia en el área periantártica, que tienen en *Sphenodon* a su único exponente actual.

De ser así, tanto los eilenodontinos como los esfenodontinos estarían respondiendo no sólo a la regla de Cope, que afirma que los linajes fósiles muestran un aumento de tamaño en el transcurso del tiempo; mientras que al menos los últimos responderían también a la regla de Bergmann, la cual sostiene que los animales incrementan su masa en ambientes fríos.

La regla de Bergman se ha aplicado en general a especies homeotérmicas en virtud de la menor relación entre superficie y volumen de un animal mayor, más efectivo en la conservación del calor. No obstante, varios casos la demuestran también aplicable a especies ectotérmicas como ostrácodos, insectos, moluscos y tortugas.

Según Hone y Benton (2005), el incremento en el tamaño corporal implica numerosos beneficios como un incremento en la capacidad defensiva ante la predación (efecto corroborado en *Sphenodon* contra el canibalismo de los adultos); incremento en el éxito de la predación en especies cazadoras; mayor rango de alimentos útiles y palatables; aumento del éxito en apareamiento y en la competencia interespecífica; aumento del éxito en la competencia intraespecífica; extensión de la longevidad y el potencial de inteligencia; aumento en el potencial para la inercia térmica; optimización por reservas a la supervivencia en tiempos de escasez y resistencia a las variaciones climáticas. Puede agregarse también en el caso de *K. avelasi* un incremento en espacios

de almacenamiento y procesamiento de alimentos en especies herbívoras (espacios fermentativos y desintoxicadores).

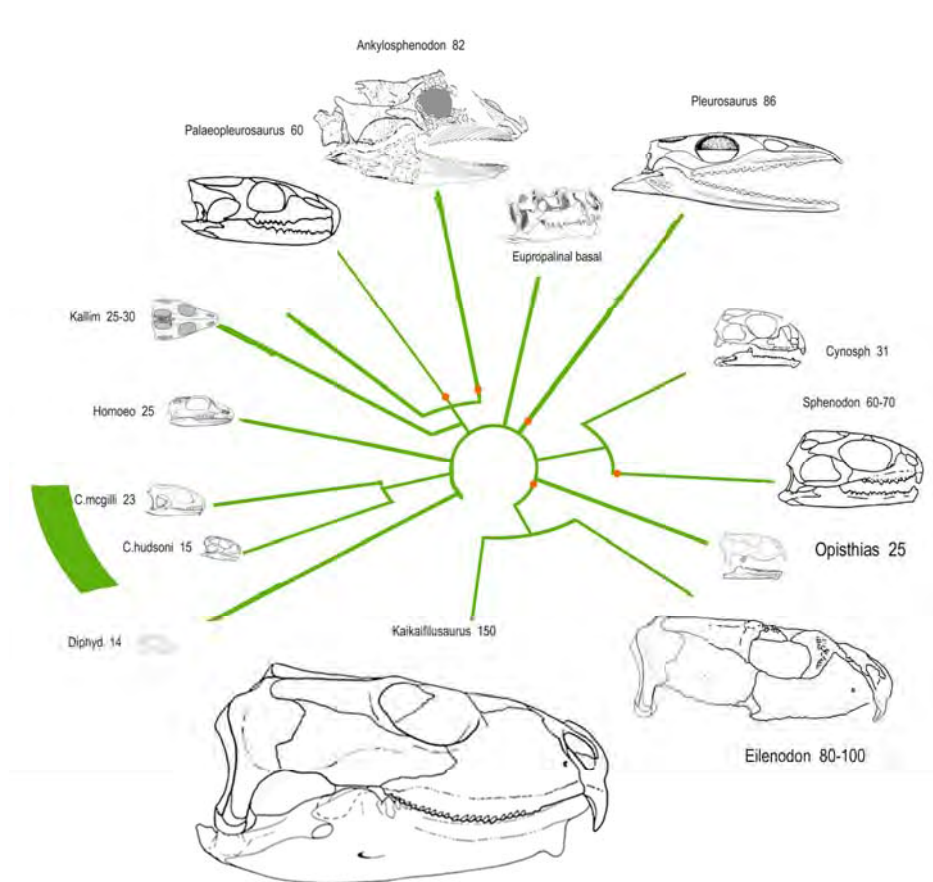


Figura 329. Cladograma circularizado mostrando el incremento en tamaño en los distintos linajes de esfenodontes. Los taxones de la base del árbol (a la izquierda del círculo) presentan cráneos que no exceden los 30 mm. El gigantismo se ha desarrollado al menos cuatro veces en los esfenodóntidos. En el cladograma se muestra como independiente la adquisición del gigantismo en el linaje de los safeosaurios (que aquí incluye a *Palaeopleurosaurus* y a *Ankylosphenodon*), el de los pleurosaurios, el de los esfenodontinos y el de los eilenodontinos. Si bien en el cladograma resultante del análisis filogenético aquí desarrollado, *Palaeopleurosaurus* resulta basal a los safeosaurios, en este gráfico se ha preferido una hipótesis alternativa para explicar la multiplicidad del origen del gigantismo en el linaje, cuyos eventos se aprecian como círculos rojos en las ramas del árbol.



Por otro lado, Hone y Benton (2005) mencionan las siguientes desventajas entre las especies grandes, que incluyen un aumento en el tiempo de desarrollo, tanto pre como postnatal; un aumento en los requerimientos de comida y agua (que se relaciona a su vez con el tamaño poblacional posible en un ambiente dado); menor fecundidad (en los casos donde existe un cambio de estrategia  $r$  a  $K$ ) y aumento del cuidado parental.

Los autores incluyeron también entre las desventajas la susceptibilidad a la extinción mediante un aumento en el tiempo de generación que se relaciona a la *braditelia* o menor tasa de evolución y, consecuentemente, una menor habilidad para adaptarse a cambios bruscos. No obstante, esta desventaja tiene muchos puntos de discusión.

### 12.3. BIOGEOGRAFÍA

---

*“-Es muy bello vuestro planeta. ¿Tiene océanos?  
-No puedo saberlo- dijo el geógrafo.  
-¡Ah!-El principito estaba decepcionado-¿Y montañas?  
-No puedo saberlo- dijo el geógrafo.  
-¿Y ciudades, ríos y desiertos?  
-Tampoco puedo saberlo- dijo el geógrafo.  
-¡Pero eres geógrafo!  
-Es cierto-dijo el geógrafo-, pero no soy explorador.”*

El Principito, A. de Saint-Exupéry, 1951

A partir de lo expuesto en el capítulo filogenético, puede apreciarse que los principales grupos de esfenodóntidos se originaron en etapas tempranas del Mesozoico. De ello se desprende que su dispersión temprana pudo permitirles la llegada a casi todos los continentes, lo que, además, va siendo avalado por el creciente registro de formas.

La historia de los esfenodóntidos en las distintas masas continentales sólo puede ser despejada a partir de un contexto filogenético claro. A partir del mismo, pueden realizarse estudios de biogeografía cladística, de momento fuera del foco de la presente contribución, y algunos comentarios relacionados a su distribución.

La información paleogeográfica fue provista por las reconstrucciones de Scotese (1997) pero con las optimizaciones de Blanc (1982), Rage (1996), Krause et al (1997), Sampson et al (1998), Hay *et al.* (1999), Case (2002), Apesteguía (2002a), Averianov et al (2003) y Rage (2003), que han considerado los posibles terranes implicados, el retrocierre de los aulacógenos y vías de paso alternativas como el Plateau de Kerguelen, el Gunnerus Ridge y Somalia Oriental.

#### 12.3.1. Hemisferio norte

Entre el Triásico Tardío y el Jurásico, los esfenodóntidos tuvieron un éxito notable (Fraser 1988, Fraser y Benton 1989) y una distribución global (Sues y Reisz, 1995). El registro es particularmente bueno en el hemisferio norte, habiéndose registrado representantes en Inglaterra, Escocia, Alemania, Norteamérica y Rusia (Fraser, 1988). Estos esfenodontes fueron considerados por Evans (1992) como la primera gran radiación de los lepidosaurios, desplazados luego por la diversificación de los escamados (lagartos, anfibios y serpientes), que llevó a los primeros a una declinación global (Evans, 1992).

Aunque dentro del hemisferio norte las formas basales europeas se conocen detalladamente (p/ej., *Gephyrosaurus bridensis* Evans, 1980; *Diphydontosaurus avonis* Whiteside, 1986) y han aportado mucha claridad con respecto al origen, evolución e identidad filogenética de los esfenodóntidos, las relaciones entre los diversos clados se aclararon de modo sustancial con los aportes de Reynoso (1996; 1997) sobre los taxones hallados en México.

Desde 1985, fueron publicadas algunas descripciones preliminares concernientes a las asociaciones de tetrápodos del Jurásico Medio de Norteamérica (Fastovsky *et al.*, 1987; Clark *et al.*, 1994; Clark y Hernández, 1994), con la adición de algunas especies (Reynoso, 1996). Los esfenodóntidos del Cañón del Huizachal, México, fueron detalladamente descritos por Reynoso y sus implicancias filogenéticas discutidas. En 1992, Reynoso consideró la presencia de al menos tres taxones diferentes, que fueron luego cuatro o cinco. Los restos se dan en diferentes localidades de la parte inferior de la Formación La Boca, preservados en una pelita silicificada con contenido de hematita (Reynoso, 1996).

Otros hallazgos para Norteamérica incluyen un género innominado del Triásico Superior de Connecticut (Sues y Baird, 1993), *Clevosaurus bairdi* del Jurásico Inferior (Sues *et al.*, 1994); *Opisthias rarus* (Gilmore, 1909), *Theretairus antiquus* (Simpson, 1926) y *Eilenodon robustus* (Rasmussen y Callison, 1981), los tres del Jurásico Superior; y *Toxolophosaurus claudi*, del Cretácico Inferior (Throckmorton *et al.*, 1981). La diversidad registrada para el grupo en Norteamérica no es especialmente alta pero con el aporte de los materiales mexicanos se ha aportado claridad.

Según se desprende de la distribución del registro y la filogenia, resulta claro que todos los linajes bien conocidos de esfenodóntidos, tal vez con excepción de los pleurosaurios, se distribuyeron por todo el mundo en tiempos pangéicos o neopangéicos. En este contexto se incluyen también a los esfenodontinos y a los eilenodontinos.

Para los tiempos de separación entre Laurasia y Gondwana, todas las formas de esfenodóntidos conocidos se habían ya originado y distribuido probablemente en todos los continentes.

Durante el Cretácico Inferior, a pesar de que mucho se conoce de las faunas boreales de tetrápodos, tanto de Norteamérica, Europa y Asia, muy pocos han sido los esfenodóntidos registrados, proviniendo principalmente de Francia (Fabre, 1981), Montana (Throckmorton *et al.*, 1981), México (Reynoso, 1997) y Gran Bretaña (Allen y

Wimbledon, 1991; Evans y Fraser, 1992).

Estas formas incluyen taxones terrestres relacionados a los homeosaurios (Francia), opistodontes basales (Gran Bretaña), eilenodontinos (Estados Unidos), formas indefinidas como *Pamizinsaurus* (México). Las formas acuáticas presentes incluyen pleurosaurios (Francia) y safeosaurios (Francia, México). No se conocen registros para el Cretácico Superior ni capas más jóvenes a excepción del posible registro Maastrichtiano de Álava aquí comentado.

De esto resulta interesante resaltar que los safeosaurios se hallaban extendidos en las costas tetianas a ambos lados del Atlántico que se originaba, así como los opistodontes basales. A la vez, resulta interesante notar que no hay esfenodontinos laurásicos registrados para el Cretácico, siendo los más jóvenes del Jurásico Superior de Gran Bretaña.

Los últimos esfenodóntidos nórdicos habrían vivido en el Aptiano a Albiano de la isla de Tlayua, en México (Reynoso, 1998), Estados Unidos (Throckmorton *et al.*, 1981) y Italia (Barbera y Macuglia, 1988), extinguiéndose con gran probabilidad hacia los inicios del Cretácico Superior, lo que coincide con la extinción de los saurópodos y los ceratodontiformes (Apesteguía *et al.*, 2007a).

En Asia, los esfenodontes se habrían extinto mucho antes, no habiendo registros posteriores al Jurásico a pesar de la maravillosa preservación de escamados en rocas del Cretácico Inferior de Liaoning. Soporte adicional proveen los cientos de bien preservados pequeños reptiles de fines del Cretácico de China y Mongolia (Gao y Norell, 2000). Las razones de esta temprana desaparición se desconocen por completo, pero se ha sugerido bastante que la explosiva evolución de formas de escamados asiáticos habría contribuido a reducir las zonas adaptativas de los esfenodóntidos (Carroll, 1988; Apesteguía y Novas, 2003). Adicionalmente, la presencia de grandes lagartos herbívoros del grupo de los teioideos como los Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sulimski, 1975; Nydam, 1999) suponen un importante factor de conflicto en la división de zonas adaptativas.

En definitiva, el registro es más abundante en depósitos de entre el Triásico y Cretácico Temprano de Europa, China, y Norteamérica (Gilmore, 1909; Simpson, 1926; Huene, 1952; Cocude-Michel, 1963; Fabre, 1973, 1974; Throckmorton *et al.*, 1981; Rasmussen y Callison, 1981; Fraser, 1982, 1986, 1988; Carroll, 1985a; Fraser y Benton, 1989; Whiteside, 1986; Sues y Baird, 1993; Wu, 1994; Sues *et al.*, 1994; Reynoso, 1996, 1997).

### 12.3.2. Hemisferio sur

Dado el origen gondwánico de Nueva Zelanda, único lugar donde los esfenodóntidos han sobrevivido hasta el presente, la ocurrencia del grupo en los continentes del sur tiene una significancia adicional.

Aunque material de esfenodóntidos en el hemisferio sur se conoce desde capas del Triásico Superior, suele ser muy fragmentario, como el de Madagascar (Flynn *et al.*, 1997, 1999). Sólo a partir de recientes registros provenientes de Brasil (Ferigolo, 1999; Bonaparte y Sues, 2006), se lo ha podido conocer en detalle.

El registro de esfenodontes jurásicos es prolífico en la Formación Kota (India) y en África, donde se hallan representados por restos no identificados del Jurásico Inferior de Zimbabwe (Gow y Raath, 1977), un clevosaurio del Jurásico Inferior de Sudáfrica (Sues y Reisz, 1995)

La búsqueda de material fosilífero en rocas del Cretácico, ha provisto de dos fragmentos mandibulares de esfenodonte (Rich *et al.*, 1983), provenientes de la Formación Kirkwood, Cuenca Algoa, Sudáfrica, datada con foraminíferos como de edad Valanginiana media-superior (Ross *et al.*, 1999). Estos restos fueron ampliados luego por nuevos hallazgos publicados por Ross *et al.* (1999). Estos últimos registros, por ser muy australes y bastante jóvenes, fueron inmediatamente asociados a la presencia de *Sphenodon* en el hemisferio sur.

En 1997, Evans y Sigogneau-Russell reportaron dos taxones de esfenodontes del Cretácico Inferior (Berriasiano, “Couches Rouges”) de Marruecos: *Tingitana* y el “esfenodonte B”, un posible esfenodontino, lo que sin duda establece una continuidad en el registro del grupo entre el esfenodontino registrado en Cerro Cándor, Argentina, y el material del Cretácico Superior aquí descrito.

La supervivencia de los esfenodóntidos Sphenodontinae en los continentes del sur es clara por la existencia de un representante actual. El registro de los esfenodontinos a lo largo del Cretácico Superior sólo incluye hasta el momento el material asignado aquí a *Sphenodon*, proveniente del Bajo de Santa Rosa, Formación Allen, Argentina.

Además del esfenodontino citado, el registro de los esfenodóntidos que habrían poblado América del Sur a fines del Cretácico incluye formas de gran tamaño, una posiblemente acuática (Apesteguía, 2005a) y otra de ambiente desconocido (Apesteguía y Rougier, 2007).

En otras masas continentales, la extinción de los esfenodóntidos es de edad desconocida. El registro africano mas reciente, como se ha explicado, es Berriasiano, sin tener en cuenta el material fragmentario comunicado por Augé y Rage (2006) de edad Paleocena.

El bloque de Madagascar – India - Seychelles, que se habría separado del bloque Australia–Antártida hacia el Aptiano (120 millones de años) (Powell, 1979), no ha provisto registros mas jóvenes que el Triásico y Jurásico respectivamente, aunque esto sea casi indudablemente un problema de registro. Sin embargo, dado el abundante material de anuros, mamíferos y lacertilios proveniente de las capas intertrapeanas del Cretácico más superior (Maastrichtiano Tardío) es bastante posible que no hayan llegado a fines del Cretácico en esa región.

No obstante, debe considerarse que las mandíbulas de esfenodóntidos son semejantes a las aletas pectorales de Siluriformes y pueden ser confundidos con ellas.

### **Controversias del efecto Sherwin-Williams**

La historia de los lepidosaurios, como tantas otras, ha sido visualizada, interpretada y circunscripta al hemisferio norte, creando así modelos parciales y muchas veces erróneos sobre el origen y distribución de la biota, tal como los planteados por William Diller Mathew (1871 – 1930). Según este autor, las especies originadas en el hemisferio norte habrían afrontado condiciones más duras y de mayor competencia que las hicieron más resistentes.

Con posterioridad, al dispersarse hacia el sur por medio de puentes continentales, se habrían mostrado exitosos en su ocupación de zonas adaptativas con respecto a la fauna austral.

Esta propuesta se ha dado a conocer como efecto “Sherwin Williams”, en razón de su semejanza explicativa con el logo de esa conocida marca de pinturas.



Figura 331. Logo de la marca de pinturas Sherwin Williams

Carroll (1988) planteó como primera explicación de la extinción de los esfenodóntidos en el mundo la explosiva radiación de escamados. Éstos, como grupo hermano de los esfenodontes, se habrían originado en algún momento del Triásico Medio, lo que parece sustentarse en la distribución austral y boreal no sólo de iguánidos sino especialmente de escincomorfos como los paramacelódidos y los téidos.

De ello se deduce que numerosos linajes de lacertilios (p/ej., Smith, 2001; Albino, 2002; Evans y Yabumoto, 1998; Ross et. al, 1999) se hallaban presentes en el hemisferio sur desde mucho antes del multievento de mezcla de faunas de fines del Cretácico (Le Loeuff, 1993; Apesteguía, 2002a).

Estos escamados son en general de muy pequeño tamaño y poco especializados, muy probablemente insectívoros, mientras que los esfenodóntidos sudamericanos incluían formas de gran tamaño, tanto animalívoras como herbívoras.

Durante el Cretácico Inferior, el contacto entre Asia y el oeste de América del Norte produjo un contacto conflictivo estudiado por Nydam (2002) para la fauna de Musentuchit. Este evento produjo un componente boreal de lacertilios que incluía formas combinadas de los dos grandes continentes boreales. Este conjunto faunístico, que incluía formas generalistas así como otras altamente especializadas, multicuspidadas, machacadoras, de gran tamaño y cazadoras animalívoras, se pondría en contacto a fines del Cretácico Superior con un balance completamente distinto, el del Hemisferio sur.

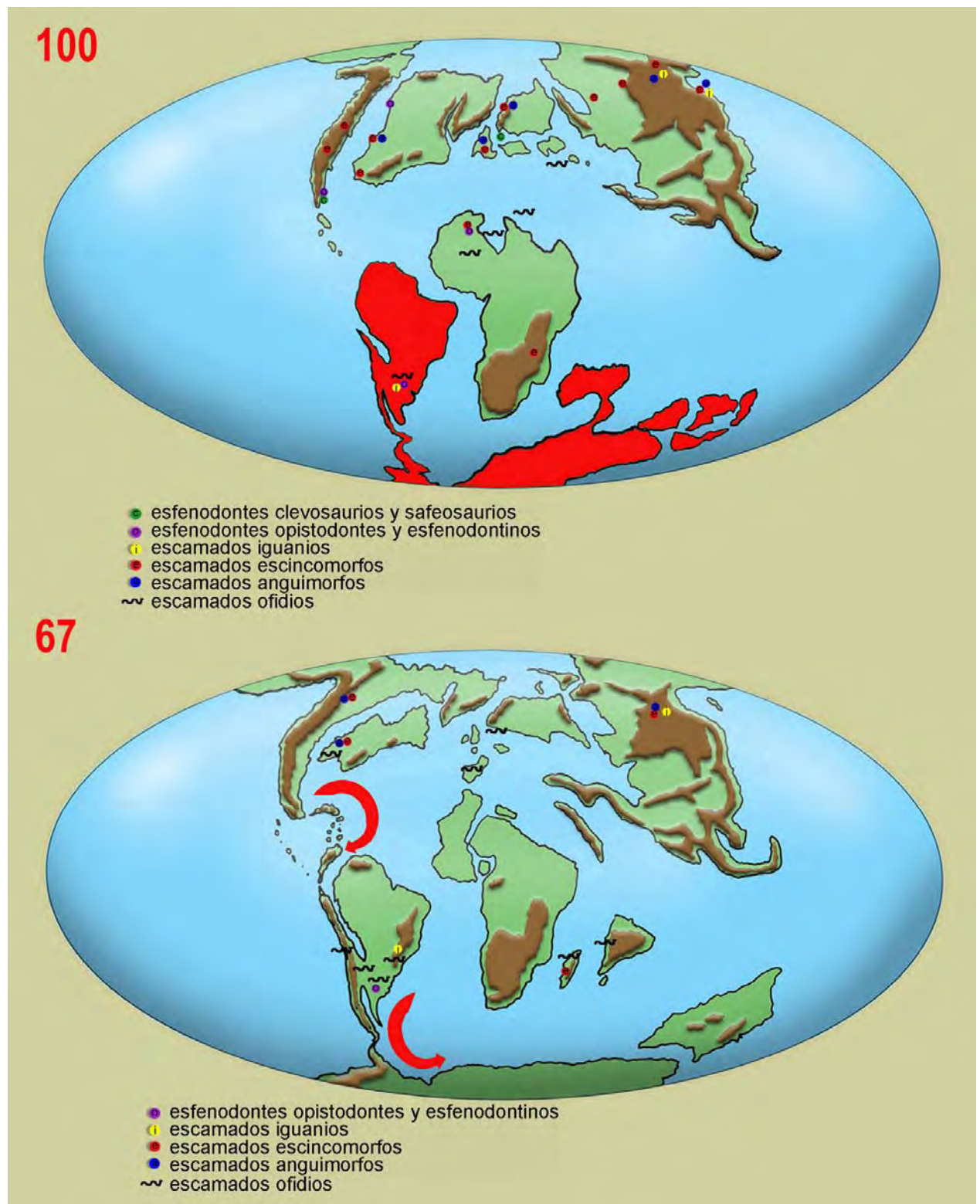


Figura 330. Mapa paleogeográfico mundial para el Cretácico Superior, mostrando los hallazgos de lepidosaurios (excepto Mosasauroidea). En rojo se muestran posibles áreas de conexión continental. Tomado de Apesteguía (2007a).



El conjunto austral incluía formas de lacertilios que, tras una conexión original, habrían ido aislándose a lo largo del Cretácico, siendo al momento una combinación de formas sudamericanas con un componente antártico-australiano que debía afrontar los meses de noche invernal. La conexión entre este componente y el sudamericano se hallaría filtrada por las características de la Península Antártica. A la vez, estos lacertilios se habrían desarrollado ocupando zonas adaptativas dejadas por animalívoros y herbívoros medianos a pequeños, que incluían tanto esfenodóntidos como mesoeucrocilios notosuquios entre sus componentes mas importantes.

Aunque es posible que los primeros esfenodontes hayan establecido ciertas zonas adaptativas semejantes a las de los mamíferos, a lo largo del Mesozoico fueron surgiendo formas especializadas en relación a distintos ambientes y dietas que los alejaron de la zona mamaliana. A la misma se acercaron en Laurasia lagartos teidos multicuspidados y distintos cocodrilos, eusuquios en el norte (Ösi *et al.*, 2007) y notosuquios en el sur (Smith Woodward, 1901).

Si bien se desconoce cómo y porque los escamados reemplazaron a los esfenodóntidos en todo el mundo, es evidente que los primeros estaban presentes tanto en Laurasia como en Gondwana. En el hemisferio norte, para el Cretácico Tardío, los esfenodóntidos se hallan completamente ausentes frente a una sorprendente diversidad en escamados. En los continentes del sur, por otro lado, los escamados ya se hallaban presentes pero eran menos abundantes que los esfenodóntidos.

En la diferencia de balances y en el oportunismo tras el evento de extinción K/P pueden buscarse las razones del reemplazo.

### 13. LA DECLINACION TERCIARIA DE LOS ESFENODONTES. ¿VICTIMAS DE K/P O EXCLUSION Y COMPETENCIA?

“La noche se enriquece de secretos,  
la oscuridad del mundo es compañera,  
preparadora del duro esqueleto  
que deberá nacer del alba nueva.  
*Con la absorta pupila de lo eterno,  
dando voces de amor a cuatro vientos  
y apurando las ruinas del infierno*”.  
Silvio Rodríguez. El tiempo está a favor de los  
pequeños (Tríptico II, La Habana, 1984).

*"El cambio es la única cosa inmutable..."*  
Schopenhauer

El linaje de los Sphenodontia ha sobrevivido a numerosos eventos de extinción. Considerando su origen en el Triásico Inferior a Medio, los esfenodontes han pasado la extinción del Triásico Medio al Superior, en el que prosperaron notablemente, lo que podría haber ocurrido en relación a la sustancial merma en los linajes de pequeños terápsidos y varios lepidosauromorfos. Nuevamente enfrentaron la extinción de fines del Triásico, que parece haber cambiado la proporción de sus linajes, reduciendo la abundancia de los clevosaurios en favor de otros grupos, es decir, favoreciendo un incremento en la diversidad de clados.

El registro entre el Jurásico Inferior y Medio es bastante fragmentario, pero muestra claramente la aparición de los linajes marinos como *Palaeopleurosaurus* y numerosos esfenodontinos en todo el mundo, incluyendo Inglaterra, México y Argentina.

El Jurásico Superior muestra una extraordinaria radiación de formas, tal vez en parte artefacto de la abundancia de fósiles titonianos en el Mar de Tethys, que incluyen formas como *Homoeosaurus*, *Kallimodon* y *Sapheosaurus*, pero también muestra la aparición y radiación de los opistodontes, tanto en su forma basal *Opisthias* como en un taxón bastante derivado, *Eilenodon robustus*.

Es posible que la evidencia refleje una radiación verdadera de formas. Si esto es así, no obstante, la misma debería haber tenido lugar antes del Jurásico Tardío, dando tiempo a los eilenodontinos a una distribución neopangéica antes de la escisión continental en Laurasia y Gondwana. El mismo modelo es el propuesto por Makovicky *et al.* (2005) para la distribución de los dromeosáuridos de la Patagonia.

El registro de esfenodontes marinos en rocas del Cretácico Inferior, tanto en México como en Francia, así como de eilenodontinos continentales describen los grupos presentes en ese momento. El último grupo continuaría al menos hasta el final del Cretácico Tardío, así como lo harían los esfenodontinos, pero los esfenodontes acuáticos muy probablemente fueron golpeados por la extinción del Cenomaniano-Turoniano, registrada principalmente en el hemisferio norte, que afectó principalmente a la biota marina. Aunque debe decirse que la magnitud de dicha extinción ha sido considerada como sobreestimada, al menos en Europa (Smith *et al.*, 2001) a causa del rápido cambio de ambientes marinos ricos en especies por los pobres en ellas.

### 13.1. LA EXTINCIÓN K/P

---

A fines del Cretácico, hace unos 65,3 millones de años, tuvo lugar uno de los eventos de extinción más importantes del Fanerozoico. Aunque de una magnitud menor que la ocurrida a fines del Pérmico, la extinción finicretácica significó la extinción de muchos linajes de invertebrados y vertebrados marinos, así como de tetrápodos y plantas terrestres.

Sin embargo, en el caso de numerosos linajes de registro fósil pobre, como los artrópodos terrestres, los números relativos a la extinción se desconocen casi completamente. En otros casos, mas extremos, su incompleto registro no permite reconocer el porcentaje de su pérdida y en otros, donde si bien las poblaciones quedaron diezgadas y nunca ya volverían a tener el auge de otrora, se merma no significó una extinción total. Sin embargo, fueron también víctimas de la extinción.

A pesar de que el evento de extinción K/P parece haber afectado a las faunas sudamericanas, parece haber existido cierta asincronía en la severidad y momento preciso de los eventos de extinción (Rougier *et al.*, 2003; Apesteguía y Rougier, 2007).

Los factores relacionados a la subsecuente remodelación de las faunas de América del Sur durante el intervalo Cretácico - Paleogeno son poco conocidos, pero el brusco cambio en la pendiente del extremo sur del continente con el establecimiento de un régimen Atlántico (Casamiquela, 1978; Legarreta y Uliana, 1991), la importante extensión de los mares epíricos desarrollados (Vergani *et al.*, 1995) y la perturbación extrasistémica producida por el impacto de un objeto extraterrestre (Álvarez *et al.*, 1980) pueden ser factores de importancia. A esto debe sumársele el cambio en la

composición faunística por el agregado de linajes del hemisferio norte, aunque se desconoce el *timing* de arribo de los mismos.

La mayor parte de la evidencia, o al menos la más sólida, reconoce como causa de la extinción la caída de un asteroide, de alrededor de 10 km de diámetro que habría impactado en Chicxulub, México (Álvarez *et al.*, 1980). Sin embargo, hay mucha evidencia contradictoria, como por ejemplo la datación del impacto de Chicxulub 300.000 años antes del momento de la extinción (Keller *et al.*, 2003) y difiriendo del pico de iridio. Este último habría sido causado por un impacto aún mayor de composición condritica ocurrido hace 65,5 millones de años en una localidad aún desconocida (Keller *et al.*, 2003).

La mayor parte de los autores coinciden en que un evento de características globales tuvo lugar en el límite Maastrichtiano-Daniano. En América del Sur, ese límite se halla representado en numerosos lugares.

El reconocimiento de la transición Maastrichtiano – Daniana ha sido logrado en capas del norte de la Patagonia, en las provincias de Mendoza (Parras, 1999; Parras y Casadío, 1999; Parras *et al.*, 1998), Neuquén (Náñez y Concheyro, 1997; Papu *et al.*, 2000, Parras *et al.*, 2004; Scasso *et al.*, 2004; Tagle, 2005) y Río Negro (Concheyro *et al.*, 2002, Casadío *et al.*, 2004), lo que ha permitido el estudio de las microbiotas involucradas. Sin embargo, los resultados geoquímicos y mineralógicos no han permitido reconocer estructuras relacionadas al supuesto impacto de fines del Cretácico.

Asimismo, el límite ha sido considerado presente en el norte argentino, en la Formación Yacoraite, del Grupo Salta (Salta, Cione y Pereyra, 1985; Marquillas *et al.*, 2003, 2005), en el sur patagónico en las formaciones Laguna Palacios y Pari Aike (Santa Cruz, Marensi *et al.*, 2003 y Tierra del Fuego, Olivero *et al.*, 2003), y el centro, en la Cuenca del Colorado, presumiblemente en la Formación Pedro Luro (Guerstein *et al.*, 2005), que no aflora.

Fuera de Argentina, el límite estaría presente en la Antártida (*e.g.*, Macellari *et al.*, 1987) y en otros países sudamericanos, como en Brasil, en la Formación Marilia, del grupo Baurú y en la región de Pernambuco (Albertão y Koutsoukos, 1994; Albertão *et al.*, 1994) y en Bolivia (Gayet *et al.*, 1991).

Aunque en otros continentes la desaparición o supervivencia de taxones continentales a lo largo del límite K/P ha podido ser evaluada (*e.g.*, Formación Lance), ésto no es posible en América del Sur, dado que la mayor parte de las cuencas

fosilíferas de estas latitudes se hallaban bajo el evento transgresivo mayor antes descrito, que inundó el continente de norte a sur mediante tres brazos de ingesión:

1) Mar de Haruín o Austral (ya presente en distinto grado de avance durante casi todo el Cretácico) (De Barrio *et al.*, 1999, p. 511; Nullo *et al.*, 1999, p. 528).

2) Mar de Kawas, que inundó todo el norte patagónico mediante un brazo de ingesión al sur de las zonas emergidas de Somuncura y un brazo norte a través de la cuenca del actual río Colorado (Page *et al.*, 1999, p.460).

3) Mar de Pacha, que inundó la llanura Chacopampeana mediante un brazo de ingesión que llegó, *via* Salta, al sur de la Cuenca de Potosí (Bolivia) a través de la cuenca del actual río Salado (Salfity y Marquillas, 1999, p. 613; Chebli *et al.*, 1999, p. 627; Yrigoyen, 1999, p.645).

Sólo unas pocas cuencas (e.g., Formación Pircala; Formación Pari Aike) presentan sedimentos depositados durante el límite K/P en ambientes continentales (i.e., fluviales o lacustres), capaces de preservar organismos continentales parautóctonos que permitan comparar las comunidades inmediatas antes y después del evento de extinción masiva. Por ello, en las cuencas en estudio, como la cuenca neuquina, el análisis de los taxones extintos debe evaluarse en un marco temporal amplio, que a la vez dificulta evaluar si la extinción fue o no instantánea o el grado en que afectó a la biota.

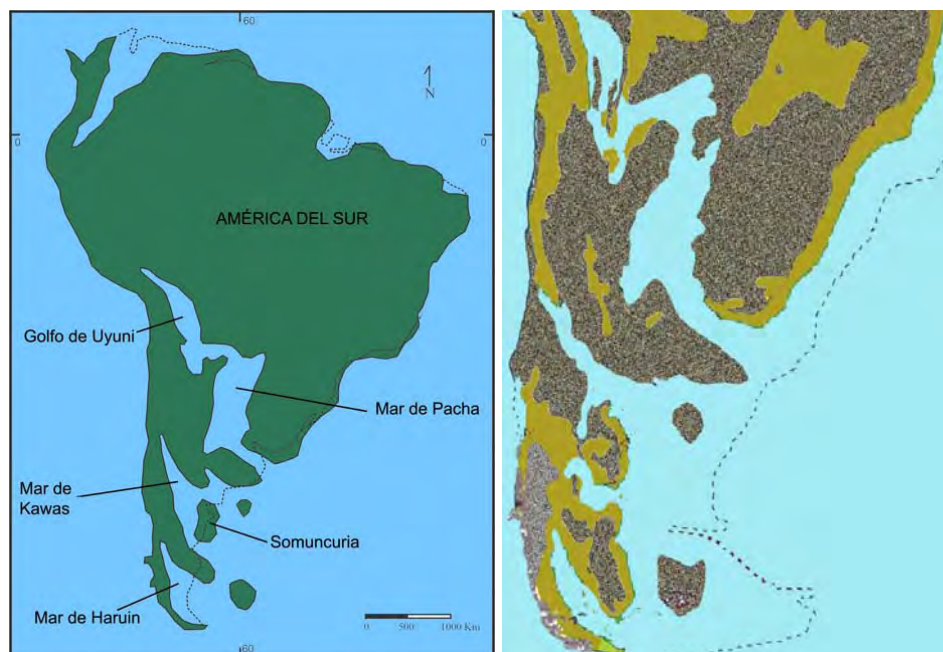


Figura 332. Distribución de los mares en el Maastrichtiano de América del Sur. Modificado de Casadío, 1994 (izquierda) y Urien *et al.*, 1995 (derecha).

En la siguiente tabla se han reconocido algunos de los numerosos taxones de tetrápodos pertenecientes a la asociación allenense. Se ha evaluado también su supervivencia al evento K/P. Modificado de Leanza *et al.* (2004):

Taxón	Sobreviviente hasta hoy sin merma reconocida	Dañado pero sobrevive al evento	Extinto de la zona	Completamente extinto
Sauropoda – Titanosauridae				X
Theropoda – Abelisauridae –				X
Theropoda – Avialae – Ornithothoraces	X			
Theropoda – Avialae – Carinatae –	X			
Theropoda – Avialae – Enantiornithes–				X
Ornithopoda – Hadrosauridae –				X
Ankylosauria – Nodosauridae				X
Plesiosauria				X
Chelonia – Chelidae de cuello corto tipo <i>Phrynos</i>	X			
Chelidae de cuello largo tipo <i>Chelus</i> y grupo de <i>Chelodina</i> + <i>Hydromedusa</i>	X			
Chelidae de cuello largo tipo <i>Hydromedusa</i> y <i>Yaminuechelys</i>	X			
Chelonia – Meiolaniidae				X
Sphenodontia – Sphenodontinae		X		
Sphenodontia – Sappeosauridae?				X
Serpentes – ‘Madtsiidae’ cretácicas			X	
Squamata – Teioidea	X (pero con datos insuficientes)			
Squamata – Iguanidae	X (pero con datos insuficientes)			
Mosasauroidea				X
Mammalia – Gondwanatheria –		X		
Mammalia – Symmetrodonta –				X
Mammalia – Dryolestidae		X		
Anura – Pipidae		X		
Anura – Leptodactyloidea	X			

Tabla 8: Taxones de tetrápodos pertenecientes a la asociación allenense y su supervivencia al evento K/P. Modificado de Leanza *et al.* (2004).

De la lista presentada parece sugerirse que los esfenodontes han sido afectados parcialmente por el evento de extinción, aunque no de forma definitiva, registrándose hasta el momento sólo los esfenodontinos.

### 13.2. ESFENODONTES EN EL TERCIARIO

---

La localidad de Punta Peligro (Fm. Salamanca) donde afloran rocas de edad Paleocena, provee un buen registro de taxones del Terciario Inferior con un sesgo hacia ejemplares de tamaño pequeño a mediano. Si bien las tortugas y los cocodrilos son de importancia allí, destacan los mamíferos.

Entre los reconocidos, se han registrado al menos tres linajes son mamíferos que estaban presentes ya desde el Cretácico, aunque se desconoce si permanecieron en la época de depositación de la suprayacente Fm. Río Chico, del Paleoceno Superior. Estos mamíferos son los gondwanaterios, los driolestoides mesungulátidos y reigitéridos y los monotremas (Pascual *et al.*, 1999; Rougier *et al.*, 2000, 2002, 2003; Gelfo *et al.*, 2001).

Los primeros dos grupos tienen un importante registro en el Mesozoico austral. Los monotremas mesozoicos, sin embargo, se limitan al Cretácico Inferior de Australia (Archer *et al.*, 1985; Rich *et al.*, 2001, 2002; Rich y Vickers-Rich, 2004). De otros linajes de mamíferos arcáicos, como los Dryolestidae y los Ferugliotheriidae, se conoce con menos precisión su supervivencia al límite K/P.

Algunos de estos tetrápodos sobrevivientes al evento K/P han llegado sólo al Paleogeno, como los gondwanaterios (Bonaparte, 1996; Pascual *et al.*, 1999) y los notosuquios (D. Pol, com. pers.). Otros han alcanzado los comienzos del neógeno, como los mamíferos driolestoides (Rougier y Apesteguía, en prep.) y los cocodrilos sebécidos, mientras que otros tetrápodos continuaron presentes en el hemisferio sur, ya sea en forma relictual, como los monotremas y esfenodontes, o exitosa como los marsupiales, xenartros, tortugas quélicas y podocnemidoideas (De la Fuente, 1993; De la Fuente *et al.*, 2001).

Considerando la alta capacidad de supervivencia de los esfenodontes y la diversidad que han alcanzado en otras épocas, resulta difícil aceptar que todos sus linajes (o al menos los tres o cuatro existentes a fines del Cretácico) hayan sido reducidos a sólo los esfenodontinos en un archipiélago.

Recientemente, Augé y Rage (2006) reconocieron un resto fragmentario de esfenodonte proveniente del Paleoceno de África. Si esto es así, y no resulta ser de un agámido o un camaleón (escamados que son también acrodontes), implicaría la presencia de esfenodontes en África desde su último registro africano, del Berriasiano de Marruecos (Evans y Sigogneau Russell, 1997) hasta principios del Terciario.

De momento, no se han obtenido otros restos de esfenodontes terciarios de áreas externas al archipiélago neozelandés, aunque la búsqueda entre restos fragmentarios del Paleoceno a Mioceno de la Patagonia es fuertemente recomendada.

Aunque los esfenodontidos del Cretácico Tardío gondwánico pertenecen a linajes avanzados eupropalinales (Apesteguía y Novas, 2003), y las aparentes marcas de precisión en el maxilar de *Lamarquesaurus* no son tales, es evidente la importante diversidad de formas entre los esfenodóntidos de fines del Cretácico.

De hecho, tan sólo la presencia misma de esfenodontidos es probablemente un ejemplo más de la supervivencia de los linajes arcaicos (p/ej., mamíferos monotremas y drioletosteoideos, tortugas meiolánidas, dipnoos, anuros pipoideos) en los continentes del sur, que sobrevivieron allí mucho después de que esos grupos desaparecieran de otros continentes tras su interacción con faunas holárticas.

En cualquier caso, el arribo de lagartos terrestres nórdicos y la posible sustitución de esfenodóntidos por lagartos terrestres se vio retrasada en América del Sur con respecto a otros continentes. El temprano establecimiento de un carácter insular para Nueva Zelanda y su separación de Australia durante el Cretácico Temprano (Scotese *et al.* 1999; Vrielynck y Bouysse; 2003; Scotese, 2004), pudo ser otro factor que facilitara la supervivencia de los esfenodóntidos durante el Terciario.

### 13.3. LA SUPERVIVENCIA DE *SPHENODON*, EL TUATARA

---

Con respecto a los esfenodontinos en Nueva Zelanda, los llamados tuataras, han sido hallados para el mundo occidental por expediciones realizadas a las islas en el siglo XVII (Günther, 1867). Desde un primer momento llamaron la atención de los exploradores y pronto los museos del mundo se hallarían a la búsqueda de sus especímenes, lo que aceleró el decrecimiento de las poblaciones hasta su extinción en las islas principales.

Sin embargo, las poblaciones maoríes de las islas ya se hallaban en conocimiento de su existencia desde hacía mucho tiempo, y el tuatara se halla integrado a sus tradiciones. De hecho, el término *tuatara* con el que los conocen, significa “lomo pinchado”.





Figura 333. Pinturas rupestres y talla en madera representando un tuatara, provenientes de Nueva Zelanda.

La supervivencia de un esfenodóntido hasta nuestros días representa un caso muy particular, pero su anatomía y fisiología nos muestran las características que les permitieron sobrevivir.

*Sphenodon punctatus* no es una reliquia olvidada en una isla (Gans, 1983), sino una forma muy derivada de esfenodonte eupropalinal que muestra el desarrollo de una barra temporal inferior y adaptaciones importantes que le permitieron sobrevivir en condiciones de bajas temperaturas, entre las que se encuentra el gigantismo.

Los esfenodóntidos de Nueva Zelanda habitan en lo que representa un relictos de su antigua distribución. Si bien la predicción obvia es que sería posible hallar esfenodóntidos en todas las masas de tierra desprendidas de Gondwana (India, Australasia, Antártida) (Apesteguía y Rougier, 2007) y probablemente también África (Augé y Rage, 2006), las peculiares características de *Sphenodon* y su notable adaptación a climas insostenibles para otros lepidosaurios, demuestran que muy probablemente se trate de un linaje cuya área de dispersión original incluyera también la Antártida, siendo capaz de tolerar las condiciones templadas de los bosques que entonces la poblaban (Gans, 1983).

Las condiciones antárticas y periantárticas a fines del Cretácico deben haber sido muy particulares en cuanto a su luminosidad y temperatura, tal como fuera ampliamente discutido por Molnar (1989) y Rich (1996). Las condiciones asociadas a la extinción K/P, consideradas como de unos pocos meses de duración, potenciaron sin duda los efectos invernales de la Antártida o, si ocurrió durante el verano antártico, imitaron al

invierno, dando a sus habitantes una serie de tres inviernos consecutivos, una prueba muy difícil de sobrevivir aún en aquellos casos donde las adaptaciones al invierno, desconocidas para nosotros, fueran extremas. De ello, sugiero que el evento de extinción K/P debe haber ocurrido durante el invierno antártico, es decir, entre los meses de abril a septiembre, lo que explicaría la alta tasa de supervivencia de taxones al evento, en especial los de pequeño tamaño.

Es muy posible que los esfenodontinos, y tal vez otros linajes de esfenodóntidos poblaran la Antártida y sus áreas periféricas, antes de la extinción. Es decir, también Nueva Zelanda, Australia y América del Sur en primer término, y Nueva Guinea, India, Madagascar y África en segundo término, ya que su distanciamiento a Antártida fue previo. Este último punto, de cualquier modo, no es una condición, ya que los linajes de esfenodontes, incluidos los clados más derivados, se originaron mucho tiempo antes de la separación continental.

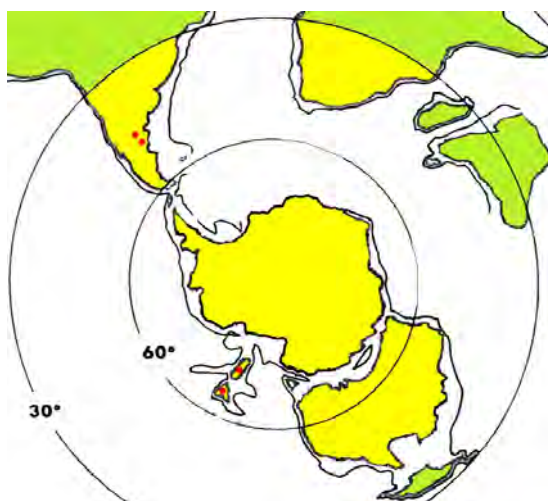


Figura 334. Reconstrucción de la posición de los continentes gondwánicos centrados en la Antártida, mostrando la distribución de los esfenodontes a partir del Cretácico Tardío. Los puntos rojos indican los hallazgos concretos; el color amarillo, las regiones con más probabilidades de haber sido habitadas por el grupo entre el Cretácico y el Terciario; el color verde, las regiones con menos posibilidades de acuerdo a su alejamiento de las zonas de hallazgos.

*Sphenodon* se ha extinto en los últimos 2.000 años de las dos islas principales (Daugherty *et al.*, 1990), lo que se acentuó a fines del siglo XVIII por el desembarco del hombre y mamíferos asociados, en especial ratas y gatos (Gaze, 2001). Hoy sobreviven

esfenodóntidos en varias de las 32 islas del archipiélago, pero no en Nueva Zelanda ni en otras 10 islas en las que se extinguió en los últimos 100 años. En algunas de las últimas ha sido exitosamente reintroducido, no sin antes liberarlas de ratas y gatos.

Como se detallara en la Introducción, sus poblaciones incluyen al tuatara del norte (*Sphenodon punctatus punctatus*), las del tuatara del Estrecho de Cook (*S. punctatus*), la de la isla Takapourewa (Stephens), las de las Islas Trio, en Marlborough Sounds y las del tuatara de las islas Brothers (*S. guntheri*) (Gaze, 2001), no llegando entre todos a los 50.000 individuos.

Estudios realizados por Hay *et al.* (2003) sobre la variación geográfica de alozimas, ADN mitocondrial y nuclear y comparaciones inmunológicas confirman que *Sphenodon* presenta un grado de diversidad genética muy bajo, en especial considerando que se trata de un linaje tan antiguo.

Es un caso conocido que las especies animales que sobreviven duramente a una extinción quedan en un estado de diversidad genética muy pobre, en comparación a aquellas especies que no han pasado por el mismo riesgo (hipótesis del cuello de botella) (Worthy, 2002). Hay *et al.* (2003) postularon la existencia de un fenómeno de cuello de botella en su población bastante reciente y lo asocian a los ciclos glaciarios del Pleistoceno. Si bien esto es muy posible, debe también tenerse en cuenta que la población pasó por un efecto de cuello de botella en el Oligoceno, cuando Nueva Zelanda quedó casi sumergida y sus áreas reducidas a un mínimo (Worthy, 2002).

Más allá de la historia de reducciones en las poblaciones de esfenodóntidos que alguna vez poblaron el hemisferio sur tras K/P, la supervivencia misma de *Sphenodon* en Nueva Zelanda tiene algunos pocos aspectos que pueden explicarse en virtud de sus características peculiares.

En primer lugar, una característica de los esfenodontinos o al menos de un grupo de ellos es la capacidad de tolerar temperaturas muy bajas para desarrollar sus actividades vitales, de hecho las más bajas para cualquier lepidosaurio. Si bien prefieren tiempo cálido y húmedo, se encuentran más activos por la noche y permanecen plenamente activos con temperaturas de 12°C y con suficiente actividad a 5,2°C (Thompson y Daugherty, 1998).

Otra de las particularidades de los tuatara es el gigantismo. La mayor parte de los linajes de esfenodontinos involucran formas de no mas de 10 gramos, con cráneos que no llegan comúnmente a los 20 mm. Sin embargo, *Sphenodon* es un esfenodontino con un peso adulto que ronda los 300 a 1.000 gramos (Robb, 1977; Walls, 1981;

Dawbin, 1982). Alcanza su madurez sexual con un tamaño SVL (hocico-cloaca) de 180 mm. Las hembras, a los 13 años de edad, con puestas de 10 huevos una vez cada cuatro años que tardan un año en eclosionar. Las crías son diurnas y se vuelven nocturnas en el primer año de vida con lo cual evitan el canibalismo de los adultos.

Su capacidad respiratoria parece haberse optimizado con la conservación de procesos uncinados en las costillas. Estos discutidos procesos, cuyas relaciones de homología son difíciles de interpretar por hallarse tanto en aves, tetrápodos basales (Kent y Miller 1997), algunos cocodrilos (Romer, 1956), terópodos (Paul, 2002) y en *Sphenodon* (Romer, 1956), se consideran como sitios de inserción de la musculatura respiratoria y los músculos ligados al hombro (Romer, 1956; Romer, 1977; Hildebrand, 1982), pero también habrían contribuido a robustecer la caja torácica (Kardong, 1988; Walker *et al.*, 1994; Liem *et al.*, 2001) y permitir la inspiración activa por presión negativa (Perry y Sander, 2004).

Por otro lado, sus pulmones son notoriamente simples, comúnmente comparables a los de los anuros aunque con algún refuerzo cartilaginoso y mínimo parénquima (tejido septado que permite el intercambio gaseoso), presente en todos los tetrápodos excepto aves (Perry y Sander, 2004). Esta y otras características de aspecto “simple” en *Sphenodon* (p/ej., hemipenes poco desarrollados, braditaxia), sumadas a algunas particularidades que se propusieron originalmente como plesiomórficas realmente lo son o constituyen características únicas a *Sphenodon*.

De hecho, el desproporcionado tamaño orbitario y la escasa osificación del cráneo de *Sphenodon*, donde la mayor parte de los huesos están representados sólo por barras describen un aspecto neoténico. Lo mismo ocurre con el hueso cuadrado, que se mantiene de muy pequeño tamaño, colapsando la columela, mientras que el foramen cuadrado-cuadradoyugal se mantiene en su tamaño original, quedando muy grande en proporción al hueso que lo contiene.

Una característica sumamente interesante que puede contribuir también a explicar su supervivencia a pesar de los extremos de temperatura por los que pasó su linaje, incluyendo óptimos tropicales y glaciaciones es que, a diferencia de casi todos los escamados y los cocodrilos, el sexo de los individuos no es determinado por un sólo factor. Mientras que muchos reptiles muestran una determinación sexual dependiente de la temperatura, en otros se encuentra una determinación genotípica, como la que muestra la tortuga verde (*Chelonia mydas*) y la tortuga de Kemp (*Lepidochelys kempii*) (Demas *et al.* 1990). Sin embargo, estudios de Quinn (2002) demuestran que los dos

sistemas no son mutuamente excluyentes. Ese autor intentó infructuosamente aislar ADN de especificidad sexual en *Sphenodon punctatus*. El estudio sugiere que o no hay influencia genética en la determinación de sexo en *Sphenodon*, o que la temperatura es capaz de modificar la especificidad sexual genotípica (Quinn, 2002) por lo que *Sphenodon* presentaría ambos sistemas, uno básico dependiente de la temperatura y otro de base genética subyacente.

El genoma de *Sphenodon* presenta características peculiares, con un número cromosómico diploide de  $2n = 36$ , compuesto por 14 pares de macrocromosomas y 4 de microcromosomas. Según Norris et al (2004), existe en todas las poblaciones conocidas de ese género, tanto en *S. guntheri* como en *S. punctatus* (grupo del Estrecho de Cook y el del noreste de la Isla Norte), un cariotipo que permaneció intacto por al menos un millón de años (tiempo supuesto de diferenciación de todas las poblaciones).

Hasta hace un par de décadas, *Sphenodon* resultaba una curiosidad zoológica más que la evidencia dejada por los millones de años en que un linaje se diversificó y prosperó en un supercontinente que se fragmentaba. Es muy común que se considere a los esfenodóntidos como un linaje de poco cambio cuyas implicancias en el registro fósil pueden extrapolarse con facilidad a partir del conocimiento del actual *Sphenodon*. La existencia de un linaje extendido por 240 millones de años, con una diversidad morfológica limitada podría explicarse bajo una fidelidad a un recurso continuo. Sin embargo, no es este el caso de los esfenodóntidos. La diversidad del grupo se ha puesto de manifiesto sobradamente en las últimas décadas y sus especializaciones alimentarias sin duda acompañaron esa diversidad.

Las especializaciones dietarias de *Sphenodon* constituyen una solución de compromiso entre la morfología peculiar de este taxón, su inusual resistencia a las bajas temperaturas y la contingencia, que le han permitido sobrevivir en el archipiélago neozelandés a pesar de los cambios climáticos ocurridos y el cuello de botella del Oligoceno (Worthy, 2002). También a esto se asocia su metabolismo lento y una importante longevidad, calculada entre 60 y 300 años (Robb, 1977; Dawbin, 1980).

La amplitud de su dieta ha contribuido a su existencia insular, ya que *Sphenodon* es insectívoro, carnívoro y carroñero, lo que queda demostrado por su dentición, definida como “carnassial-like teeth” (Reilly et al., 2001). Según este último autor, “propalinal movements of this system (*Sphenodon*) produces perhaps one of the best shearing jaws known in amniotes and it is the only form we know that uses propalinal and blade-like teeth”.

#### **14. LOS ROLES Y ZONAS ADAPTATIVAS DE LOS ESFENODONTES EN LOS ECOSISTEMAS GONDWÁNICOS ¿PUEDEN SER CONSIDERADOS INDICADORES PALEOAMBIENTALES?**

*“El Mundo inmenso: una mota de polvo en el espacio;  
Toda la ciencia de los hombres: palabras;  
Los pueblos, las bestias y las flores de los siete climas: sombras;  
El fruto de tu meditación perpetua: nada”.*  
Rubaiyat, Omar Khayyam (1048-1131)

Los primeros esfenodontes eran pequeños. Incluso los grandes esfenodontes marinos (e.g., *Pleurosauros*, *Ankylosphenodon*), poseen cráneos no mayores a los 12 centímetros. *Kaikaifilusauros* es de un destacado tamaño (mas de 1 metro de longitud), con cráneos de hasta 15 centímetros que hacen del taxón de Patagonia el mayor esfenodonte conocido. *Kaikaifilusauros* es un eilenodontino, miembro de un grupo que siempre esbozó una tendencia a los tamaños grandes (e.g., *Eilenodon* del Jurásico y *Toxolophosaurus* del Cretácico Temprano, con tamaños craneanos que oscilan entre 60 a 100 milímetros en longitud).

El resultado del análisis filogenético realizado a *Kaikaifilusauros* lo muestran como parte de una radiación independiente de esfenodóntidos terrestres. Esto difiere del concepto que muestra a *Sphenodon* y consecuentemente a los esfenodóntidos gondwánicos como relictos jurásicos que han llegado hasta nuestros días (Gans, 1983). Por el contrario, como se ha mostrado en capítulos previos, los esfenodóntidos del Cretácico de América del Sur parecen haber representado, al menos hasta el límite K/P, un muy exitoso y diverso clado de lepidosaurios.

Autores anteriores (p/ej. Robinson, 1973) han restringido las posibilidades dietarias de los esfenodontes a márgenes muy estrechos, en especial si se los compara con los escamados.

Resulta hoy evidente que a lo largo de su historia evolutiva, los esfenodóntidos han abarcado un gran número de zonas adaptativas, que han variado incluso dentro del mismo linaje, tal como ha ocurrido numerosas veces en tantos lepidosaurios herbívoros (p/ej., Espinoza *et al.*, 2004).

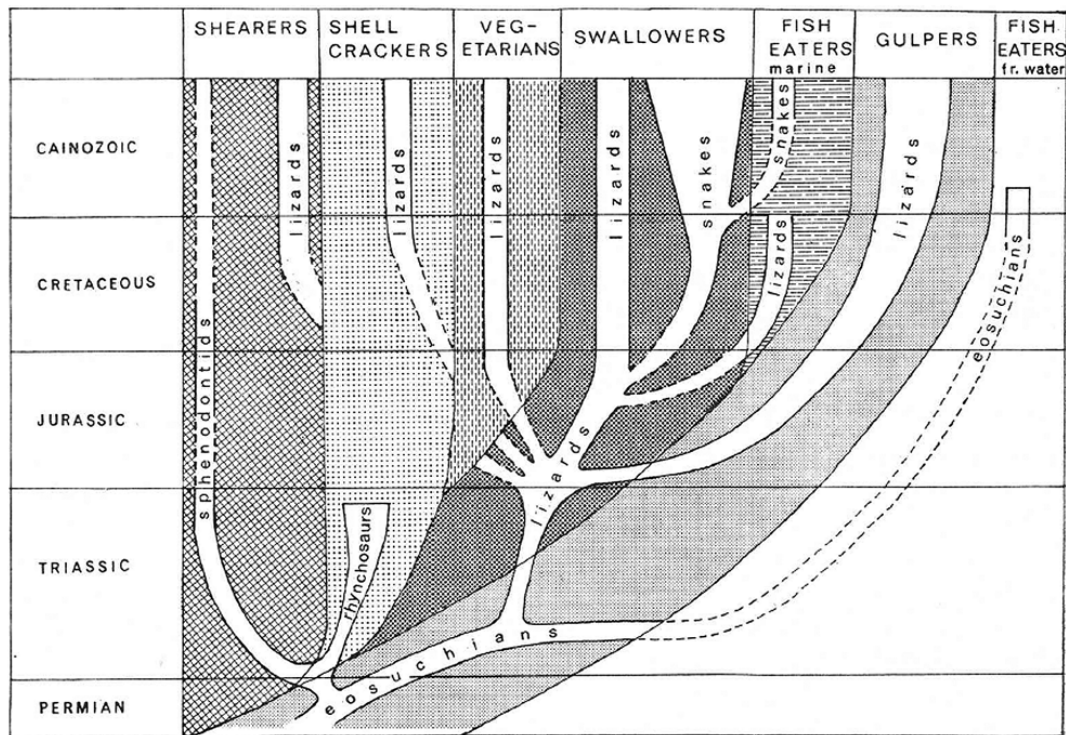


Figura 335. Cuadro mostrando las relaciones filogenéticas de los esfenodontes con respecto a otros grupos en el contexto de la aparición de grupos especializados a distintas dietas. Como puede apreciarse, los esfenodóntidos se restringen aquí a un margen muy estrecho de posibilidades dietarias. Tomado de Robinson (1973).

Desde sus inicios en el Triásico Medio, los dos linajes de lepidosaurios, escamados y esfenodontes, se han diversificado ocupando distintas zonas adaptativas. La mayor fidelidad a la dentición pleurodonte mostrada por los escamados y el cambio inmediato a la dentición acrodonte mostrada por el registro de los esfenodontes describen las diferentes dietas abordadas por cada grupo.

Tal como ocurrió en la historia de los dinosaurios, los esfenodontes se originaron en el Triásico Medio y se hicieron abundantes y dominantes entre los lepidosaurios entre el Triásico Superior y Jurásico Medio.

Aunque la superposición entre esfenodontes y escamados parece haber existido, ya que unos sólo resultan abundantes en ambientes donde los otros escasean (Evans y Jones, en prensa), hay zonas que continuaron siendo propias sin que los otros logran ocuparla. Un caso es el de los escamados que dieron origen a las serpientes, lo que conllevó una serie de adaptaciones completamente fuera de las posibilidades permitidas a los esfenodontes dados sus constreñimientos o limitaciones estructurales. En los últimos, la firmeza de la unión entre el cuadrado y el resto del cráneo no permitieron en

ningún caso una apertura mandibular como la presente en macrostomadas (Lee *et al.*, 1999).

Las formas más basales de esfenodontes, que incluyen a *Diphydontosaurus* (Whiteside, 1986) y a *Gephyrosaurus* (Evans, 1980) son claramente insectívoras, con dientes agudos.

Es posible que los primeros esfenodontes hayan establecido ciertas zonas adaptativas semejantes primero a los escamados y luego a las de los mamíferos (Evans, 1980). Sin embargo, a lo largo del Mesozoico fueron surgiendo formas especializadas en relación a distintos ambientes y dietas que los alejaron de la zona mamaliana, quien comenzó a tener semejanzas con algunos lagartos teidos multicuspidados y distintos cocodrilos, eusuquios, todos ellos en Laurasia (Ösi *et al.*, 2007).

Algunas formas insectívoras terrestres desarrollaron miembros largos, como en el caso de los homeosaurios. Esta característica habría permitido a sus portadores vadear en ambientes inundables, alejarse de la refracción del suelo en desiertos o brincar con agilidad en asociación con la cacería de insectos voladores. A este último carácter se le suma la presencia de una dentición con rebordes amplios.

Otras formas especializadas en la caza de insectos como los esfenodontinos, desarrollaron una dentición adulta alternada semejante a una sierra, caniniformes de sujeción y, en combinación con un primer diente palatino hipertrofiado, de empalamiento. Estas herramientas permiten a su portador atravesar la cutícula de los insectos fijándolos al paladar mientras el sistema de masticación eupropalinal se prepara para seccionarlo. En taxones gigantes de este grupo, como el actual *Sphenodon*, parte de estas adaptaciones los habilitan para la captura y despiece de vertebrados pequeños a medianos.

En el linaje de los clevosaurios, la dentición con facetas de corte muy desarrolladas, cráneo compacto y fuerte mordida de precisión, aunque con una propalinalidad no completa, describe la capacidad de fuerte prensión y corte, adecuadas para la sujeción de una presa y la amputación limpia de la parte mordida, con el hueso incluido. Este linaje se habría especializado en el corte de carne, probablemente de pequeños vertebrados, como anfibios, lacertilios y mamíferos mesozoicos.

Los opistodontes basales, de pequeño tamaño, poseen una dentición que les permite una alimentación omnívora, que incluía seguramente insectos y algún material vegetal.



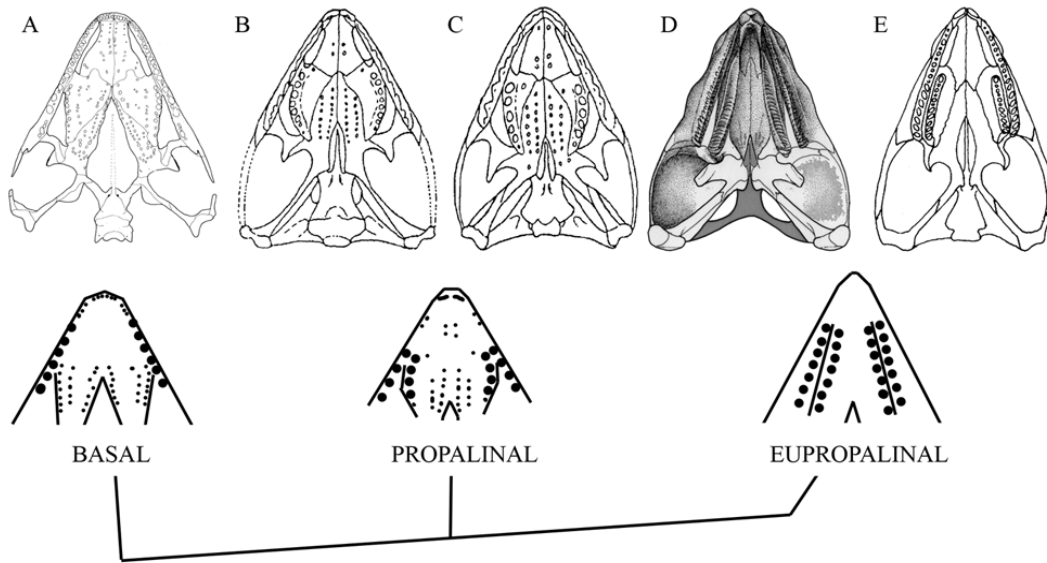


Figura 336. Cráneos de esfenodontes en vista palatal mostrando el desarrollo de la propalinalidad sobre un cladograma. Pueden apreciarse los palatinos divergentes y la dentición palatal múltiple en formas basales como *Diphydontosaurus* (A), los palatinos curvos y con dentición marginal predominante en las formas propalinales típicas como los clevosaurios (B, C) y la dentición marginal única y los palatinos completamente paralelos en todo su recorrido en las formas eupropalinales del grupo corona, ya sean largos, como en *Kaikaifilusaurus* (D) o cortos como en *Sphenodon* (E). No a escala. A, tomado de Whiteside (1986); B, C y E, tomados de Robinson (1973).

Las formas derivadas, los eilenodontinos, habrían desarrollado un herbivorismo obligatorio de acuerdo a su dentición de corte y machaque y una masticación eupropalinal. Aunque un pico agudo no se condice con la herbivoría del linaje, tal como se ha explicado en la dieta de *K. avelasi*, pero de momento se mantiene esta propuesta alimentaria ya que otros taxones del linaje y el gran tamaño de sus especies soportan esa hipótesis. Los eilenodontinos se habrían originado hacia el Jurásico Medio, antes de la escisión de Neopangea y fueron exitosos en el Cretácico Superior de América del Sur.

Como antecedente, el pequeño esfenodonte triásico *Pelecymala* (Fraser, 1986) desarrolló una temprana herbivoría, pero dado su pequeño tamaño y la consecuente ausencia de espacios fermentativos de importancia, es difícil que el linaje prosperara.

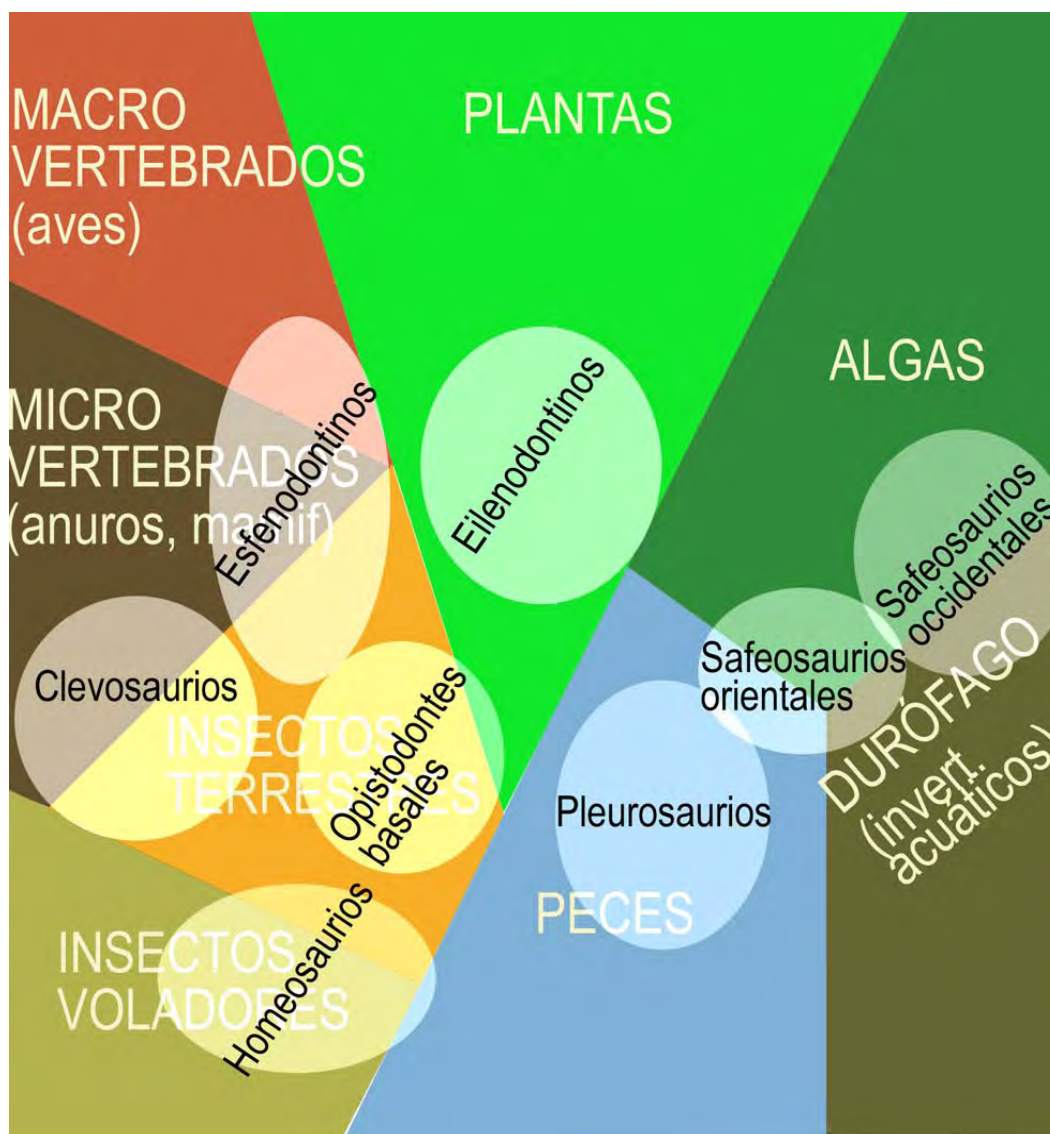


Figura 337. Cuadro mostrando las relaciones entre las dietas inferidas para los distintos grupos de esfenodontes de acuerdo a los autores de cada uno y con interpretaciones originales.

A partir del Jurásico, varios linajes de esfenodóntidos ampliaron sus zonas adaptativas a los mares. Éstos son los pleurosaurios y los safeosaurios. Los primeros son los más adaptados a este ambiente y, de hecho, fueron tardíamente reconocidos entre los esfenodontes. Su posición filogenética varía dada su gran divergencia morfológica, y es tan posible que se trate de un linaje basal que desarrolló convergencias con los taxones eupropalinales, como que sea una forma basal del grupo corona. Lo que es indudable es que su alimentación era piscívora.

Los safeosaurios constituyen otro linaje de esfenodóntidos acuáticos. A pesar de que su disparidad morfológica muestra que han sido un grupo fructífero y riquísimo en formas, muy poco se conoce sobre ellos. Los primeros conocidos, los safeosaurios orientales, provienen principalmente del Jurásico Superior de Francia y Alemania y corresponden a los géneros *Sapheosaurus*, *Piocormus* y *Leptosaurus*. Su dentición no es bien conocida aunque sí su osteología a partir de los trabajos de Cocude Michell (1963). Es posible que sus distintos componentes tuvieran preferencias dietarias hacia invertebrados acuáticos, sean moluscos o artrópodos o vegetación acuática.

Es posible que esas mandíbulas con una dentadura recumbente al estilo de una llave de ajuste, les permitiera sujetar, manipular y tal vez quebrar las conchillas de moluscos, probablemente amonites de pequeño tamaño.

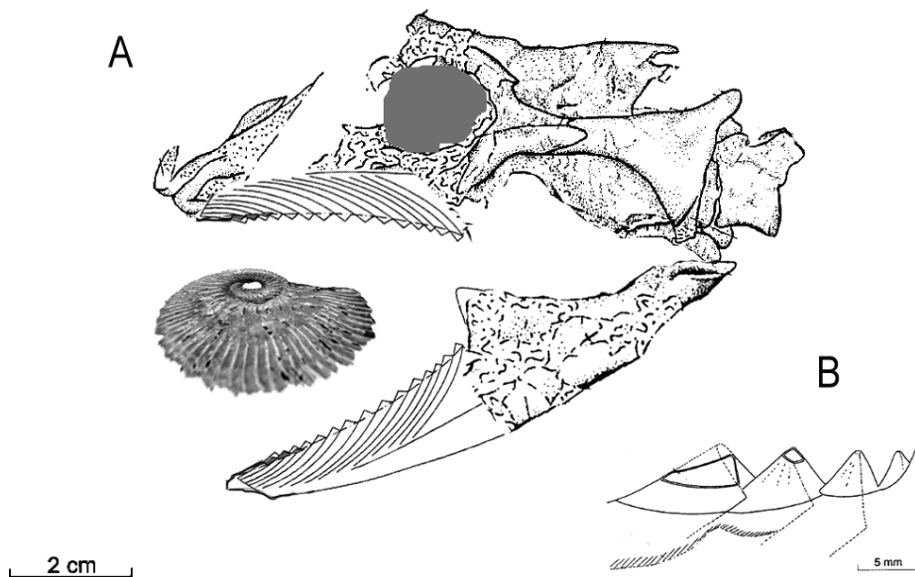


Figura 338. Cráneo de *Ankylosphenodon pachystosus*, modificado de Reynoso (2000). Se han acoplado el dibujo del cráneo del holotipo con el dibujo esquemático de la dentición de una mandíbula y la misma se ha invertido y aplicado sobre el maxilar con el fin de mostrar la relación implícita. Se ha adicionado un amonites con fines ilustrativos. La figura B se ha tomado de Reynoso (2000) con el fin de mostrar un detalle de la dentición, que apenas sobresale de la rama mandibular.

El otro componente, el de los safeosaurios occidentales, está conformado por los anquiloesfenodontes (Reynoso, 2000), que ostentan un gran tamaño, con cráneos de

hasta 120 mm. Su dentición, tal vez la más particular de todos los esfenodontes, se combina con mandíbulas altas que los hacen muy especializados.

Luego del evento de extinción que marca los límites entre el Cretácico Inferior y Superior, sólo se han registrado esfenodóntidos en América del Sur. Los linajes del sur han tenido que dividir sus zonas adaptativas con los altamente diversificados cocodrilos notosuquios, tanto insectívoros como omnívoros (Gasparini, 1996) y sin duda mucho más abundantes.

Aunque el registro de escamados en el Cretácico de Gondwana es pobre, es evidente que existían, especialmente en América del Sur, donde se han registrado iguanios, escincomorfos Paramacellodidae, posibles teioideos y numerosas formas de escamados basales. Estos lacertilios sudamericanos del Jurásico y Cretácico incluyen formas en general de muy pequeño tamaño y poco especializados, muy probablemente insectívoros (p/ej., Smith, 2001; Albino, 2002; Evans y Yabumoto, 1998; Ross et. al, 1999).

El conjunto austral de lacertilios se extendía por Sudamérica con un componente antártico-australiano y una zona *buffer* intermedia ya que difícilmente algunos de ellos estuvieran adaptados, como sí pueden haberlo estado los esfenodontinos, a afrontar los meses de noche invernal.

Sin embargo, no resulta aun claro de que modo han convivido y cómo han repartido sus zonas adaptativas. Sólo sabemos que aunque en el hemisferio norte los escamados se fueron tornando más numerosos y exitosos a expensas de los esfenodóntidos, ésto no ocurrió en el hemisferio sur hasta al menos el final mismo del Cretácico. No es posible definir con resolución aceptable cómo y porque los escamados reemplazaron a los esfenodóntidos en todo el mundo, siendo ambos de distribución pangéica. Lo cierto es que en el hemisferio norte, los esfenodóntidos se hallan completamente ausentes para el Cretácico Superior frente a una creciente diversidad de lacertilios.

En el sur, por otro lado, los escamados ya se hallaban presentes pero eran menos abundantes que los esfenodóntidos. Así, resulta muy posible que los lacertilios se hayan mantenido como un componente menor de los ecosistemas terrestres cretácicos del sur de Sudamérica, frente a los diversificados esfenodóntidos.

De acuerdo a esto, sus zonas adaptativas no debieron hallarse en competencia dadas las diferencias entre ambos linajes. Aunque esfenodóntidos pequeños e

insectívoros podrían entrar en competencia con algunos de los linajes de escamados, lo más posible es que esto no afectara a la mayor parte de los esfenodontes.

Tal vez las iguanas modernas (*Iguana iguana*) o *Ctenosaura pectinata* podrían entrar en conflicto con los grandes y robustos esfenodontes herbívoros, completamente terrestres que jugaban un rol de importancia entre las faunas de tetrápodos del cretácico Superior.

Un reemplazo por los escamados en Sudamérica no pudo darse sino por la desaparición previa de los esfenodóntidos, tal vez relacionado a un cambio ambiental o a las múltiples acciones que llevaron a la extinción de fines del Cretácico (Álvarez *et al.*, 1980).

No hubo en Sudamérica un reemplazo retrasado; en realidad nunca lo hubo. De hecho, resulta muy llamativa la escasez en Patagonia de fósiles de lacertilios previos al Mioceno. Esto puede deberse tanto a la subsistencia de esfenodontes en la Patagonia (no preservados) o a que las zonas adaptativas dejadas libres por éstos tras K/P no fueron cubiertas en mucho tiempo o, si parcialmente lo fueron, no fueron reptiles quienes las ocuparan sino mamíferos, posiblemente roedores caviomorfos herbívoros.

A la vez, los lacertilios habrían divergido lentamente ocupando zonas adaptativas variadas dejadas por esfenodóntidos y mesoeucrocodilios notosuquios entre sus componentes más importantes. Esos espacios o algunos semejantes habrían sido ocupados por teioideos (e.g., *Tupinambis*) entre los animalívoros a omnívoros; iguánidos entre los herbívoros grandes (e.g., *Iguana*) y pequeños (e.g., liolaémidos) y otros teioideos (e.g., *Paradracaena*) entre los herbívoros y durófagos.

## 15. CONCLUSIONES

*“Cambiaré de opinión tantas veces y tan a menudo como adquiera conocimientos nuevos; el día que me aperciba que mi cerebro ha dejado de ser apto para los cambios, dejaré de trabajar. Compadezco de todo corazón a los que después de haber adquirido y expresado una opinión, no pueden abandonarla más”.*

Florentino Ameghino

*“Los retóricos y los sabios silenciosos murieron sin poder entenderse sobre el ser y el no ser. ¡Bien que ignorantes, hermanos míos, sigamos saboreando el zumo del racimo y dejemos a estos grandes personajes regalarse con pasas secas!”*

Rubaiyat, Omar Khayyam (1048-1131)

El hallazgo y descripción de especímenes puntuales de esfenodóntidos en la Argentina se ha incrementado, demostrando la supervivencia y proliferación del clado en capas del Cretácico Tardío de Sudamérica.

Al presente, el registro en capas del Cretácico Tardío incluye cuatro grandes grupos: eilenodontinos, esfenodontinos, opistodontes basales (no-eilenodontinos) y un grupo posiblemente afín a los safeosaurios que podrían considerarse safeosaurios occidentales, por su semejanza a *Ankylosphenodon*, de México. No obstante, un estudio radiográfico es necesario para poder detallar su implantación.

Se han descrito materiales novedosos del Jurásico de Cerro Cóndor, Chubut, cuyos caniniformes ornamentados, mandíbula grácil y dentición adicional de tamaño alternado los relaciona a los esfenodontinos.

En el caso de este esfenodontino jurásico, la dentición agrupada en dúos heterogéneos formados por una pieza anterior alta y puntiaguda seguida de un diente bulboso y bajo, separados por pequeño espacio, los hace únicos, pero a la vez acordes a la dentición alternada de los esfenodontinos. Cada uno de los dúos dentales habría actuado como una unidad masticadora superficialmente semejante a los molariformes de un mamífero no tribosfénico, con una región anterior de corte y una posterior de machaque en la misma unidad funcional. Esto habría abierto numerosas posibilidades dietarias, en especial para esfenodóntidos, uno de los pocos grupos de lepidosaurios que mastican su comida. Una forma afín sería el “esfenodonte B” de Annoual, Marruecos (Evans y Sigogneau Russell, 1997), que podría representar el primer esfenodontino africano.

Se describieron y compararon tres taxones y numerosos especímenes nuevos de esfenodontes provenientes del Jurásico de Estados Unidos que resultan cruciales en el entendimiento de los taxones de Patagonia, ya que incluyen formas eupropalinales de eilenodontinos, opistodontes basales y esfenodontinos. De ellos, se rediagnosticaron todos los taxones, en especial los géneros *Opisthias* (3 especies), *Theretairus* y *Eilenodon*, además de un nuevo esfenodontino desconocido.

Nuevos cráneos aquí revisados constituyen formas eupropalinales indeterminadas aunque, como en todos ellos el premaxilar excluye al maxilar del borde de la órbita, se hallarían más cerca de *Opisthias* y los opistodontes que de *Sphenodon*.

El material de la Formación Allen en el Bajo de Santa Rosa, descrito por Martinelli y Forasiepi (2004) como una mandíbula de esfenodonte indeterminado, es reinterpretado aquí como un maxilar del género *Sphenodon*, y por ello, el registro más antiguo conocido de este género.

En el caso de este esfenodontino, se discute la presencia de un posible caniniforme que presenta un reborde. Aún cuando este diente de gran tamaño pudiera no ser un sucesional caniniforme sino un adicional y la región completa representara una sección media del maxilar y no anterior como se propone en primer término, la dentición seguiría siendo coherente con la de *Sphenodon*.

El hallazgo de esfenodontes esfenodontinos en rocas del Jurásico Medio de Chubut y Cretácico Superior bajo y Cretácico más tardío de Río Negro establece un puente Jurásico-Reciente con el actual *Sphenodon* entre la Patagonia y Nueva Zelanda cuya conexión tiene lugar a través del continente antártico.

La distribución de los esfenodontidos esfenodontinos entre América del Sur y Nueva Zelanda describe una distribución sobre la región Atlántica de Gran Gondwana, tal vez junto con los acuáticos saurios occidentales.

La inusual tolerancia a las zonas frías demostrada por *Sphenodon* entre los lepidosaurios se propone como evidencia de una adaptación periantártica de los esfenodontinos, que justifica su distribución por regiones privadas de luz solar durante gran parte del año. Esto es una evidencia más que hace de *Sphenodon* un taxón único y sumamente derivado, cuya velocidad evolutiva y de adaptación, no menor a la de los mamíferos, le permitió sobrevivir a través de las edades.

El estudio de los esfenodontidos del Cretácico sudamericano y una presencia mínima de lacertilios en los mismos ambientes a lo largo de todo el Mesozoico, así como la importante diversidad del grupo en el Cretácico Tardío permiten concluir que,

al menos en lo que respecta a los esfenodóntidos finicretácicos de la Patagonia, no fue la presión de los escamados lo que los llevó al borde de la extinción, sino probablemente algún factor relacionado con la extinción K/P. También es posible, aunque con menor probabilidad, que fueran afectados por el arribo de mamíferos laurásicos del mismo modo en que los *tuatara* son afectados hoy por la introducción de ratas en las islas que habitan y como se han excluido mutuamente en las localidades insulares británicas del Triásico Superior y Jurásico Inferior.

La presencia y abundancia de grandes esfenodóntidos sudamericanos no insectívoros en el Cretácico junto con abundantes mamíferos autóctonos refuerza la hipótesis de que los mamíferos pudieran ser mutuamente excluyentes con esfenodontes insectívoros como los esfenodontinos.

Para fines del Cretácico Superior, los esfenodóntidos sudamericanos incluían al menos dos linajes, los esfenodontinos y otras formas probablemente acuáticas como *Lamarquesaurus* y *Kawasphenodon*.

Su presencia en África no ha sido comprobada, pero si efectivamente el material del País Vasco fuera un eilenodontino, éste podría responder a una rama extendida a partir de una distribución africana o norteamericana.

A partir del análisis filogenético se ha reconocido a la condición estenoparietal del techo craneano como sinapomórfica de un grupo que incluye al grupo corona. Por otro lado, una ventana interpterigoidea limitada a la separación de los pterigoides es característica de los Sphenodontia.

Con respecto a la condición eupropalinal, la misma se habría originado al menos dos veces entre los esfenodontes, una en el linaje de los esfenodóntidos corona y una en el de los pleurosaurios. Una posibilidad alternativa, de gran sustento morfológico, es que los paleopleurosaurios representen formas basales acuáticas no muy lejanas a los clevosaurios mientras que los pleurosaurios representen formas acuáticas de esfenodóntidos del grupo corona eupropalinal, cercanamente relacionados a los safeosaurios. Entre los paleopleurosaurios y los pleurosaurios, no habría entonces otra relación que un paralelismo en relación a su especialización acuática.

Comparando la historia evolutiva de cada linaje, puede observarse que tanto *K. avelasi* como *Sphenodon punctatus* son esfenodontes gigantes para cada linaje respectivamente.

El gigantismo entre los esfenodóntidos se habría dado varias veces, entre los eilenodontinos de climas cálidos, posibilitándoles la herbivoría; entre los esfenodontinos



de climas fríos, posibilitándoles la tolerancia al invierno periantártico y la supervivencia al límite K/P y entre los esfenodóntidos acuáticos, en relación a un mejoramiento hidrodinámico y de mantenimiento térmico.

En los eilenodontinos el gigantismo podría relacionarse a procesos que se manifiestan en una morfología peramórfica y que habrían posibilitado el desarrollo del herbivorismo mediante la optimización de espacios fermentativos.

En los esfenodontinos predomina una morfología neomórfica y su gigantismo podría relacionarse a la regla de Bergmann, en concordancia con su tolerancia a los climas fríos. *K. avelasi* y *Sphenodon* representan así, dos extremos opuestos en el tipo de procesos heterocrónicos predominantes.

La tendencia general neomórfica que se evidencia en *Sphenodon* se manifiesta en sus desproporcionadas órbitas, la escasa osificación del cráneo, donde los huesos están representados sólo por barras, sus fenestras supratemporales proporcionalmente muy grandes, como las de ejemplares juveniles, la retención de una ventana interpterigoidea de gran tamaño y una dentición típica de juveniles de otras especies. En *Kaikaiifilusaurus* la tendencia es opuesta, a lo que se le suma el mayor tamaño y el exceso de osificación de los huesos laterales del cráneo, tanto postorbital como yugal.

En *K. avelasi*, los vómeres relativamente pequeños frente a la gran extensión anteroposterior de los pterigoides muestran un desarrollo heterocrónico en mosaico. Los vómeres de *K. avelasi* carecen de cualquier traza de dentición como la presente en formas más basales.

Los estudios desarrollados sobre la dentición de las especies involucradas muestran que los esfenodontinos adultos pueden conservar su dentición adicional alternada con las piezas separadas por pequeños espacios, lo que resulta coherente con un desarrollo donde predomina la pedomorfosis. Por el contrario, en el linaje de los opistodontes, y en especial en *K. avelasi*, donde predominan los caracteres peramórficos, la dentición eclosional se encuentra ausente aún en los juveniles por un posible proceso de predesplazamiento que hace que nazcan con la dentición adicional de los adultos.

La dentición adulta de los esfenodontinos conserva el modelo de acreción de dentición adicional que incrementa su tamaño en sentido anteroposterior pero alternadamente. En eilenodontinos, esto ocurre sin alternancias. En ambos casos, el resultado final es semejante al de una sierra de corte. En otros taxones gondwánicos, como los esfenodontes de Kota, los dientes maxilares posteriores de *Rebbanasaurus*

muestran rebordes pequeños que forman una fuerte hoja de corte estriada. En *Godavarisaurus*, los dientes maxilares tienen una sección anterior cónica y un reborde posteromedial.

La investigación realizada sobre la anatomía de *K. avelasi* confirman la ausencia de supratemporal (*contra* Apesteguía y Novas, 2003). Un examen a mejores materiales permitió determinar que se trataba de los finos procesos posteriores de los parietales, estando el supratemporal ausente en este taxón.

La fenestra suborbital de *K. avelasi*, considerada como ausente por Apesteguía y Novas (2003) ya que no es visible en vista palatal por hallarse obliterada por el desarrollo del palatino y el ectopterigoides, apareció en la vista dorsal del paladar merced a la preparación de un espécimen que carecía de los huesos del techo craneano.

Como se había observado al definir a los taxones eupropalinales, el proceso pterigoideo del palatino acompaña el desarrollo del maxilar y los dientes siguen la misma dirección del desarrollo de este hueso. Difiriendo, en la mayor parte de los esfenodóntidos, el proceso pterigoideo del palatino se proyecta posteromedialmente como una unidad, formando el margen medial de la fenestra infraorbital y, a la vez, acercando la dentición palatina hasta muy cerca de los procesos basipterigoideos.

Sin embargo, esa particularidad se ha logrado de dos modos alternativos en los dos linajes eupropalinales. En *Sphenodon*, el proceso pterigoideo se amplía lateromedialmente formando una amplia superficie cuadrangular que en su borde lateral acompaña al maxilar mientras que en el medial acompaña al pterigoides. En el caso de *K. avelasi*, el proceso pterigoideo presenta un robusto sector dentado que acompaña al maxilar, a la vez que emite una faceta de modesta extensión que se dirige medialmente hacia los pterigoides, que son muy amplios.

El techo palatino de *Kaikaifilusaurus*, mucho más angosto que el de cualquier otro esfenodonte terrestre en su parte anterior, forma una cámara muy cerrada por la dentición palatina. A la vez, al carecer de estructuras positivas o puntas de quiebre, difiere en el modo de desmenuzar el alimento.

El cóndilo occipital presenta una muesca dorsoventral, la muesca postcondilar y una faceta axial, en forma de lágrima en vista dorsal, como una elevación sobre el piso del basioccipital, reflejo de la movilidad del proceso odontoides del axis. Esta estructura se propone como una osificación independiente adosada al piso del basioccipital.

Otras características destacables que se han observado en *Kaikaifilusaurus* son el gran desarrollo del yugal, que forma una cubierta a la región infratemporal y disminuye

la extensión de la fenestra; la notable ornamentación periorbital (exhibida por los huesos prefrontal, frontal, postfrontal, postorbital y yugal) y la escisión del postfrontal por el postorbital (diferiendo de la observación de Apesteguía y Novas, 2003). Así, la parte posterior del postfrontal aflora sobre el borde anterior de la fenestra supratemporal en forma de una lámina de hueso que se adosa al parietal y refuerza la unión del postorbital con el frontal, alcanzando a contactar al frontal, carácter único de *K. avelasi*. A la vez, el postorbital queda excluido de todo contacto con el parietal.

Estas diferencias en la distribución ósea en el cráneo de *K. avelasi* tienen un importante correlato en la fijación de la musculatura de masticación que, aunque previamente desconocidos en el linaje, tal vez sean propios de la mayor parte de los esfenodontinos.

La comparación de zonas de inserción muscular realizada muestra que *K. avelasi* difería de *Sphenodon* en algunos aspectos pero era más semejante de lo que sus grandes diferencias morfológicas harían pensar.

La relación propuesta por Reynoso (2005) entre el largo de la región mandibular posterior (hasta la zona condilar) con respecto al total de la mandíbula muestran a *K. avelasi* con un rango entre 0,4 y 0,42, es decir, en una posición media entre los esfenodóntidos, semejante a la de *Eilenodon*, *Kallimodon pulchellus*, el clevosaurio *Clevosaurus hudsoni* y los esfenodontinos *S. punctatus* y *Cynosphenodon*. A la vez, muy distantes de los saurosauros en un extremo adaptativo de formas acuáticas (¿durófagos?) y a los pleurosaurios en otro (ictiófagos).

Con respecto a la musculatura aductora en general, ésta se extiende desde los márgenes internos de la fenestra supratemporal hasta la parte posterior de la mandíbula, insertándose en un área entre el margen anterior del proceso coronoideo a la fosa articular (Gorniak *et al.*, 1982; Wu, 1991). Por ello, la importante curvatura lateral del borde ventral del arco supratemporal en *K. avelasi* y la ausencia de uno infratemporal habría permitido a la musculatura aductora dorsal un mejor funcionamiento aductor, alcanzando la superficie lateral de la mandíbula directamente.

A la vez, el cálculo del momento de fuerza puede realizarse trazando una línea por la máxima distancia entre ambos puntos que pasaría justo por delante del proceso coronoideo. En *K. avelasi*, la mordida no será muy veloz pero sí fuerte.

De los aductores mandibulares, el músculo *pterygoideus* es el de mayor desarrollo en lepidosaurios herbívoros. La parte más gruesa del pterigoideo, la ventral,

se inserta en la superficie lateral del yugal y postorbital, una región particularmente amplia en *K. avelasi*.

Como se dijo antes, el alto índice demostrado en *K. avelasi* entre el ala pterigoidea y el tamaño de la fenestra subtemporal (tras el paladar), permiten corroborar que la porción anterior o atípica del *M. pterygoideus* (pterigoideo dorsal) tenía en *K. avelasi* un valor más alto que en todos los otros esfenodóntidos excepto formas basales como *Diphydontosaurus*, *Gephyrosaurus* y *Youngina*. Por ello, puede deducirse que en *K. avelasi*, la fuerza de mordida habría sido muy importante. El gran tamaño del músculo *pterygoideus dorsalis* se relaciona al movimiento anteroposterior de la mandíbula, presente también en *Sphenodon*, donde la mandíbula se mueve anteroposteriormente, retrayéndose al principio del ciclo mandibular. Un pterigoideo dorsal bien desarrollado se relaciona también a un cuadrado bien fijo, coherente con esfenodontes eupropalinales.

Otro músculo relacionado a la masticación, el *pseudotemporalis profundus* colabora en el corte del alimento realizando un fuerte movimiento anteroposterior de la mandíbula en una línea de acción anteroposterior con un componente menor vertical que facilita el aplastamiento del alimento, importante con la materia vegetal. La parte corta o medial del *pseudotemporalis profundus* se inserta en la superficie ventromedial del dentario, bajo el coronoides, donde *K. avelasi* muestra una gran concavidad.

El músculo aductor mandibular externo está bien desarrollado en los escamados. En el iguánido herbívoro *Ctenosaura*, que carece de barra infratemporal, el músculo es grande. En *K. avelasi*, además de carecer de barra infratemporal, la supratemporal presenta una curvatura que bordea la fenestra subtemporal y que habría acompañado el desarrollo del músculo, permitiéndole extenderse lateralmente para su inserción en la superficie lateral de la mandíbula. En *Kaikaiphilusaurus*, no obstante, la fenestra subtemporal es proporcionalmente de menor tamaño que en *Sphenodon*.

El *levator anguli oris* en *Sphenodon* se origina en el arco temporal inferior, la cara medial del yugal y parte de la superficie anteromedial del postorbital, casi sobre la sutura con el postfrontal. En *K. avelasi*, carente del arco temporal inferior, se habría insertado en la amplia superficie medial del yugal y del postorbital por lo que su desarrollo podría haber sido grande.

Del grupo muscular de cierre y compresión, responsables del inicio del cierre de la boca y el aplastamiento y compresión de la presa, en *Kaikaiphilusaurus* habría sobresalido el *M. adductor superficialis externus*, ya que la ausencia de la barra

infratemporal y un arco temporal superior extenso y profundo proveen más espacio para su inserción.

Del grupo de compresión y corte, tanto el *pseudotemporalis profundus* como el *pterygoideus dorsalis (atypicus)* habrían estado bien desarrollados. Del grupo de corte, las partes del *pterygoideus typicus* insertas en el yugal y postorbital, estarían bien desarrolladas y son responsables del movimiento anterior de la mandíbula.

La presencia de grandes lepidosaurios herbívoros en ambientes continentales está en relación ecológica y fisiográfica con zonas cálidas y secas, donde la abundancia de artrópodos puede ser baja.

El gran tamaño es coherente con la herbivoría por la necesidad de grandes espacios fermentativos. A la vez, un lepidosaurio terrestre herbívoro y de gran tamaño como *Kaikaifilusaurus* sólo podría haber vivido y mantenido una temperatura corporal alta de entre 35 y 40°C en climas cálidos.

La forma y tamaño del cráneo, su techo chato, una zona curva anterior filosa para el corte de la vegetación, musculatura aductora muy desarrollada, mandíbula alta y robusta, dentición amplia transversalmente de coronas achatadas y movimiento propalinal, son caracteres que comparten *K. avelasi* con roedores caviomorfos como las vizcachas.

A pesar de que las diferencias que pueden marcarse entre un mamífero pastador y un reptil herbívoro son muchas más que las semejanzas, es posible que algunos grupos de roedores caviomorfos sudamericanos hayan solapado parcialmente algunas de las zonas adaptativas propias de los esfenodontinos.

La representatividad de los esfenodontes en las comunidades terrestres cretácicas no sólo ha sido mucho más importante de lo supuesto. Los esfenodontes han desempeñado un rol que en algunos aspectos puede ser comparable con el de los roedores caviomorfos durante el Terciario, y necesita ser re-evaluado en el contexto de las faunas cretácicas.

El género *Kaikaifilusaurus* se halla distribuido en rocas del Cretácico Superior temprano de varios sitios posiblemente coetáneos de la Patagonia.

Se reconoció la presencia de al menos tres especies de *Kaikaifilusaurus*: *K. calvoi*, de El Chocón; *K. avelasi*, de La Buitrera y una nueva especie de Chubut, todas ellas coincidentes en su distribución temporal, restringida al Cenomaniano Tardío a Turoniano. Es de destacar asimismo que si bien faltan estudios paleoambientales de detalle, las tres especies se han hallado en estratos muy semejantes formados por

areniscas finas de color rojizo, que probablemente indiquen una preferencia paleoambiental a estudiar.

Se concluye que los esfenodóntidos de linajes particulares como los eilenodontinos del género *Kaikaifilosaurus* pueden ser excelentes indicadores bioestratigráficos. Sus posibilidades como indicadores paleoambientales, sin embargo, no pueden relacionarse a las preferencias del actual *Sphenodon* sino a estudios particulares. En el caso particular de *K. avelasi*, su presencia y tamaño permiten inferir un clima cálido y probablemente algo de aridez ambiental.

Dada la diversidad morfológica y ambiental de los esfenodóntidos, su sola presencia no es un indicador válido para realizar cálculos de paleotemperaturas, al menos hasta que una optimización del registro permita relacionar grupos particulares de esfenodontes con paleoambientes determinados.

La localidad de La Buitrera muestra ser fuertemente oligotípica, es decir, con una enorme proporción de unas pocas especies. Así, se han reconocido más de 200 especímenes de *K. avelasi* y apenas tres mandíbulas fragmentarias y un maxilar queían pertenecer a otras especies. La misma situación se repite con los cocodrilos *Araripesuchus buitreaensis*, la serpiente *Najash rionegrina*, el dromeosáurido *Buitreraptor gonzalezorum* y una nueva especie de mamífero driolestoideo. De todos ellos hay no menos de diez ejemplares y ninguno asignable a otra especie de ese grupo.

La oligotipicidad de La Buitrera esta señalando un tipo de ambiente donde sólo unas pocas especies se hallan adaptadas para sobrevivir, pero las mismas pueden ser halladas en cantidad. Por otro lado, las formidables condiciones de preservación del yacimiento de donde proviene una muy completa fauna de tetrápodos de tamaño mediano a pequeño, así como los materiales de *K. avelasi*, que han posibilitado la realización de la presente tesis, se deben a que la fauna de La Buitrera fue posiblemente preservada como una tafocenosis de escape, con cierta ciclicidad en los eventos catastróficos.

Asimismo, cierta exposición subaérea de los materiales se evidencia de los numerosos icnofósiles de alimentación presentes en los huesos, que muestran las condiciones en las que vivió, murió y fue preservado en el Cretácico Superior en la Patagonia un conjunto faunístico que incluía a los mayores esfenodóntidos conocidos.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Ahmad, D. 1993. Un sphenodontien du Jurassique Superieur de Cerin (France) et la question des “sapheosaures” (Diapsida, Sphenodontia). Tesis de Maestría (inérita), Université de Paris 7, 28 p.
- Alberch, P. 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. Nueva York. Systematic Zoology 34: 46-58.
- Albertão, G. A. y Koutsoukos, E. A. M. 1994. The Cretaceous-Tertiary boundary in Pernambuco, northeastern Brazil. 14<sup>th</sup> International Sedimentological Congress, Recife. Field Guide to the Poty quarry section, p. 1-14.
- Albertão, G. A., Koutsoukos, E. A. M., Regali, M. S. P., Attrep, M., Martins, P. P. Jr. 1994. The Cretaceous-Tertiary boundary in southern low-latitude regions: preliminary study in Pernambuco, northeastern Brazil. Terra Nova, 6: 366-375.
- Albino, A. M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoinae en el Cretácico Tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), Actas 2: 15-21.
- Albino, A. M. 1996. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). En Arratia, G. (Ed.), Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Geologie und Paläontologie 30: 185-196.
- Albino, A. M. 2002. El lagarto más antiguo de la Argentina. Resúmenes. 1er Congreso ‘Osvaldo A. Reig’ de Vertebradología Básica y Evolutiva e Historia y Filosofía de la Ciencia (Buenos Aires), Abstracts, p. 21 [inérito].
- Albino, A. M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado. y R. A. Coria (Eds.), Patagonian Mesozoic Reptiles, Indiana University Press, Bloomington, pp. 87-115.
- Alifanov, V. R. 1993a. New lizards of the family Macrocephalosauridae (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia, critical remarks on the systematics of Teiidae (*sensu* Estes, 1983). Paleontological Journal 27: 70-90.
- Alifanov, V. R. 1993b. Some peculiarities of the Cretaceous and Palaeogene lizard faunas of the Mongolian People's Republic. Kaupia 3: 9-13.
- Alifanov, V. R. 1993c. The Upper Cretaceous lizard fauna from Mongolia and the problem of the first inter-American contact. Paleontological Journal 27: 100-107.

- Allen, P. y Wimbledon, W. A. 1991. Correlation of NW European Purbeck-Wealden (non-marine Lower Cretaceous) as seen from the English type-areas. *Cretaceous Research* 12: 511-526.
- Álvarez, L. W., Álvarez, W., Asaro, F. y Michel, H. V. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous – Tertiary extinction. *Science* 208: 1095-1108.
- Andreis, R. R. 1987. The late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part I. Stratigraphy and paleoenvironment. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Serie Paleontología*, Tomo III(3):103-110.
- Andreis, R. R. 1996. The Cretaceous-Tertiary boundary around the Somuncura Massif (Northern Patagonia, Argentina): Considerations about the Los Alamitos and Allen Formations. First Annual Conference of IGCP Project 381. SAMC I. Salvador. Bahía . Brasil (2-5 de Setiembre): 12-14.
- Andreis, R. R., Bense, C. A. y Rial, G. 1990. La Transgresión marina del Cretácico Tardío en el borde sudeste de la Meseta de Somuncurá, (Río Negro, Patagonia septentrional, Argentina). *Contribuciones de los Simposios sobre el Cretácico de América Latina. Parte A*: 165-194.
- Andreis, R. R., Iñiguez Rodríguez, A., M., Lluch, J. J. y Sabio, D. A. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Provincia de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 85-104.
- Andrews, R. M. 1982. Patterns of growth in reptiles. En: Gans C, Pough H, (Eds), *Biology of the Reptilia*, vol. 13. Physiology D. New York: Academic Press. p 273–320.
- Apesteguía, S. 2002a. Greater Gondwana and the Kawas Sea coastal tetrapod fauna (Campanian-Maastrichtian). *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil / 2º Simposio sobre el Cretácico de América del Sur*. Sao Pedro, Brasil: 143-147.
- Apesteguía, S. 2002b. Successional structure in continental tetrapod faunas from Argentina along the Cretaceous. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil - 2º Simposio sobre el Cretácico de América del Sur*. (Sao Pedro, Brasil), Abstracts: 135-141.
- Apesteguía, S. 2002c. Eilenodontines Disponible en Polyglot Paleontologist, [http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/files/Apest\\_02a.pdf](http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/files/Apest_02a.pdf)
- Apesteguía, S. 2005a. A Late Campanian sphenodontid (Reptilia, Diapsida) from



- northern Patagonia. *Comptes Rendus Palevol* Volume 4, Issue 8: 663-669.
- Apesteguía, S. 2005b. Evolution of the hyposphene-hypantrum complex within Sauropoda In *Thunder-Lizards: the Sauropodomorph Dinosaurs*. (V. Tidwell y K. Carpenter, Eds.): 248-267.
- Apesteguía, S. 2007a. La evolución de los lepidosaurios. *Investigación y Ciencia* 367:54-63.
- Apesteguía, S. 2007b. "The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina)". *Gondwana Research* 12(4): 533-546.
- Apesteguía, S.; Agnolin, F. L. y Claeson, K. 2007a. 'Review of Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii: Dipnoi) with descriptions of new species'. *Rev. Mus. Arg. de Cienc. Nat.*, n.s. 9(1): 27-40.
- Apesteguía, S.; Agnolín, F. L. y Lio, G. L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. *Comptes Rendus Palevol* 4(4): 311-315.
- Apesteguía, S.; de Valais, S.; González, J.A.; Gallina, P.A. y Agnolin, F. L. 2001. The tetrapod fauna of 'La Buitrera', new locality from the basal Late Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 21, Abstracts: 29A.
- Apesteguía, S., Garrido, A., Krause, J. M., De Valais, S. y Makovicky, P.J. 2007b. Mirando al sol: aspectos tafonómicos de tetrápodos cretácicos en la facies "La Buitrera" de la Formación Candeleros, Río Negro, Argentina. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. La Plata, mayo de 2007. *Ameghiniana* (en prensa).
- Apesteguía, S. y Novas, F. E. 2003. 'Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana'. *Nature* 425: 609-612.
- Apesteguía, S., Novas, F. E., Rougier, G. W., Andreis, R. R. de Valais, S., Gallina, P. A., Agnolin, F. L., González, J. A., González, F., Forasiepi, A. M., Scanferla, A., Cambiaso, A. V., Cárdenas, M., Carignano, A. P., Gaetano, L., Haluza, A. y Medel, D. 2002a. Los tetrápodos de 'La Buitrera', Formación Candeleros (Cenomaniano Temprano), Río Negro. 1st Congreso 'Osvaldo A. Reig' de Vertebradología Básica y Evolutiva e Historia y Filosofía de la Ciencia (Buenos Aires), Abstracts p. 51a [inédito].
- Apesteguía, S., Ösi, A., Gallina, P. A. y Galacz, A. 2007c. Before the turnover: comparative analysis on pre-Campanian Late Cretaceous endemic faunas from two

- sites in Europe and South America. XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. La Plata, mayo de 2007. Ameghiniana (en prensa).
- Apesteguía, S. y Rougier, G. W. 2007. A Late Campanian Sphenodontid Maxilla from Northern Patagonia. American Museum Novitates 3581: 1-11.
- Apesteguía, S., Rougier, G. W., Novas, F. E. y Novaceck, M. 2002. Los mamíferos de La Buitrera, Formación Candeleros (Cenomaniano, Cretácico Tardío), provincia de Río Negro, Argentina. VIII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Corrientes). Abstracts. Disponible en Polyglot Paleontologist, [http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/files/Apest&\\_02.pdf](http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/files/Apest&_02.pdf)
- Apesteguía, S. y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. Nature 440: 1037-1040.
- Archer M, Flannery, T. F., Ritchie, A. y Molnar, R. E. 1985. First Mesozoic Mammal from Australia, an Early Cretaceous Monotreme. Nature 318: 363-366.
- Ardolino, A. y Franchi, M. 1996. Hoja Geológica 4366-I, Telsen, provincia Chubut. Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR. Buenos Aires. Boletín 215: 1-110.
- Arratia, G. y Lopez-Arbarello, A. 2001. Morphology and relationships of "*Tharrias*" *feruglioi* from the Jurassic of Argentina. p. 5 In: Tintori, A. (ed.). III International Meeting on Mesozoic Fishes Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity. UNIMI, Serpiano - Monte San Giorgio (TI-CH), 26-31 Agosto 2001. 78 pp.
- Augé, M. y Rage, J-C. 2006. Herpetofauna from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco. Ann. Paléont. 92: 235–253.
- Averianov, A.O., Archibald, J.D. y Martin, T. 2003. Placental nature of the alleged marsupial from the Cretaceous of Madagascar. Acta Palaeontologica Polonica 48: 149–151.
- Avilla, L. S., Candeiro, C. R. A. y Abrantes, E. A. L. 2003. Ornithischian remains from the Lower Cretaceous of Brazil and its paleobiogeographical implications. III Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Abstracts p. 14.
- Báez, A. M. 1987. Anurans. En The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. (J. F. Bonaparte, Ed.). Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Revista (Sección Paleontología) 3: 121-130.
- Báez, A. M. y Gasparini, Z. 1977. Orígenes y Evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. Acta Geol. Lilloana 14: 149-232.

- Baird, I. L. 1960. A survey of the periotic labyrinth in some representative recent reptiles. *Kansas University Science Bulletin* 41: 891-981.
- Barbera, C. y Macuglia, L. 1988. Revisione dei tetrapodi del Cretácico Inferiore di Pietraroja (Matese Orientale, Benevento) appartenenti alla collezione Costa del Museo di Paleontologia dell'Università di Napoli. *Mem. Soc. Geol. Italia* 41: 567-574.
- Barbera, C. y Macuglia, L. 1991. Cretaceous herpetofauna of Pietraroja. En *Symposium on the Evolution of Terrestrial Vertebrates, Selected Symposia and Monographs* (eds. G. Ghiara, F. Angelini, E. Olmo y L. Varano), *Unione Zoologica Italiana* 4: 421-429.
- Baur, G. 1891. The lower jaw of *Sphenodon*. *Am. Nat.* 25: 489-490.
- Beddard, F. E. 1905. Some notes on the cranial osteology of the mastigure lizard, *Uromastix*. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 2-9.
- Bell, C. J., Evans, S. E. y Maisano, J. A. 2003. The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society* 139(2): 283-304.
- Bellairs, Ad'A. 1950. Observations on the cranial anatomy of *Anniella*, and a comparison with that of other burrowing lizards. *Proceedings of the Zoological Society of London* 119: 887-904.
- Bellairs A. 1969. *The Life of Reptiles*. London: Weidenfeld y Nicholson.
- Bellairs, A. d'A. y Boyd, J. D. 1950. The lachrymal apparatus in lizards and snakes. II. The anterior part of the lachrymal duct and its relationship with the palate and with the nasal and vomeronasal organs. *Proceedings of the Zoological Society of London* 120: 269-310.
- Bellairs, Ad'A y Kamal, A. M. 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. En: Gans, C. y Parsons T. (Eds). *Biology of the Reptilia*, vol. 11. *Morphology* F. New York: Academic Press. p 1-263.
- Benton, M. J. 1984. Tooth form, growth, and function in Triassic rhynchosaur (Reptilia, Diapsida). *Palaeontology* 27: 737-776.
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zool. Jour. of the Linn. Soc.* 84: 97-164.
- Benton, M. J. 1990. Phylogeny of the Major Tetrapod Groups: Morphological Data and Divergence Dates. *Journal of Molecular Evolution*. 30: 409-424.

- Benton, M. J. 1993. Reptilia (39). En M. J. Benton (Ed.), The Fossil Record 2. Chapman & Hall, London.
- Benton, M. J. 1994. Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern; pp. 366-397 En Fraser, N. C. y Sues, H. D. (Eds.), In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Benton, M. J. 2005. Vertebrate Palaeontology, Third Edition. University of Bristol. 455 pp.
- Benton, M. J. 2000. Vegetarian dentition. [Review of 'Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates', editado por H. -D. Sues.] Trends in Ecology and Evolution 15, 521-522.
- Benton, M. J. y Walker, A. D. 1985. Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo-Triassic reptiles from Elgin, northeast Scotland. Palaeontology 28: 207-234.
- Bertels, A. 1969. Estratigrafía del límite Cretácico-Terciario en Patagonia septentrional. Revista de la Sociedad Geológica Argentina 24(1): 41-54.
- Bertels, A., 1970. Los foraminíferos planctónicos de la cuenca Cretácico-Terciaria en Patagonia septentrional (Argentina), con consideraciones sobre la estratigrafía de Fortín General Roca (Provincia de Río Negro). Ameghiniana 7 (1):1-56.
- Bever, G. S., Bell, C. J. y Maisano, J. A. 2005. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). Palaeontologia Electronica 8: 1–36.
- Bjerg, E. A., Gregori, D. A. y Labudía, C. H. 1997. Geología de la región de El Cuy, Macizo de Somoncuro, Provincia de Río Negro. Revista de la Asociación Geológica Argentina 52 (3): 387-399
- Blanc, C. P. 1982. Biogeographical aspects of the distribution of Malagasy iguanids and their implication. En G.M. Burghardt y A.S. Rand (Eds.), Iguanas of the World, 38–45. Noyes Publ., Park Ridge.
- Bonfim-Júnior, F. de C. y Marques, R. B. 1997. Primeiro registro fóssil de Lepidosauria, Squamata, Lacertilia na Formação Santana, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, NE do Brasil. Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Universidad Nacional de la Rioja, La Rioja, Argentina.
- Bonaparte, J. F. 1979. Dinosaurs: a Jurassic assemblage from Patagonia. Science, 205, 1377–1379.
- Bonaparte, J. F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. National

- Geographic Research 1: 149-151.
- Bonaparte, J. F. 1986a. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. 4<sup>th</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), Actas 4: 63-95.
- Bonaparte, J. F. 1986b. Sobre *Messungulatum houssayi* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. 4<sup>th</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), Actas 2: 48-61.
- Bonaparte, J. F. 1987. The Mammals. En The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. (J. F. Bonaparte, Ed.). Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Revista (Sección Paleontología) 3: 163-169.
- Bonaparte, J. F. 1990. New Late Cretaceous Mammals from the Los Alamitos Formation, northern Patagonia. National Geographic Research 6: 63-93.
- Bonaparte, J. F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Revista (Sección Paleontología) 4: 15-123.
- Bonaparte, J. F. 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. En Contributions of southern South America to Vertebrate Paleontology (Pfeil, F. y Arratia, G., Eds.). Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. Reihe A. Geologie und Paläontologie 30: 73-130.
- Bonaparte, J. F. 1998. Las faunas de tetrápodos del Cretácico Superior de América del Sur. Actas. VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Universidad Nacional del Sur. P. 76.
- Bonaparte, J. F.; Franchi, M. R.; Powell, J. E. y Sepúlveda, E. G. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano - Maastrichtiano) del sudeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* n. sp. (Hadrosauridae). Significado paleogeográfico de los vertebrados. Revista de la Asociación Geológica Argentina, 39: 284-299.
- Bonaparte, J. F. y Gasparini, Z. 1980. Los Saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. 7th Congreso Geológico Argentino, (Neuquén), Actas, 2, 393-406.
- Bonaparte, J. F. y Soria, M. F. 1985. Nota sobre el primer mamífero del Cretácico argentino, Campaniano - Maastrichtiano (Condylarthra). Ameghiniana 21: 177-183.
- Bonaparte, J. F. y Sues, H-D. 2006. A new species of *Clevosaurus* (Lepidosauria:

- Rhynchocephalia) from the Upper Triassic of Rio Grande do Sul, Brazil. *Palaeontology* 49(4): 917-923.
- Broin, F. 1987. Chelonia. En *The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina*. (J. F. Bonaparte, Ed.). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* (Sección Paleontología) 3: 131-139.
- Broin, F. y de la Fuente, M. S. 1993. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169-232.
- Broom R. 1906. On the organ of Jacobson in *Sphenodon*. *J. Linn. Soc (Zool)* 29: 414–420.
- Broom, R. 1925. On the origin of lizards. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1925: 1–16.
- Broom, R. 1935. On the structure of the temporal region in lizard skulls. *Ann. Transvaal Mus.* 18: 13–22.
- Broschinsky, A. 1999. Ein Lacertilier (Scincomorpha, Paramacellodidae) aus dem Oberen Jura von Tendagaru (Tansania). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin* 2: 155–158.
- Camp, C. L. 1923. Classification of the lizards. *Bull Am Mus Nat Hist* 48: 289–481.
- Campbell, D. J. 1967. The Trio Islands, Marlborough Sounds, an ecological study of a bird modified island. Tesis de Maestría. Wellington: Victoria University of Wellington.
- Carpenter, C. C. 1966. The marine iguana of the Galapagos Islands, its behavior and physiology. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 34: 329–376.
- Carroll, R. L. 1977. The origin of lizards. En S. Andrews, R. Miles y A. Walker (Eds.), *Problems in vertebrate evolution*. Linnean Soc. London, Symp. Ser.4, Cambridge Univ. Press y Academic Press.
- Carroll, R. L. 1985a. A pleurosaur from the Lower Jurassic and the taxonomic position of the Sphenodontida. *Palaeontographica, Abteilung A*, 189: 1–28.
- Carroll, R. L. 1985b. Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles. *Special Papers in Paleontology* 33:145–155.
- Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution* (Freeman, New York, 1988).
- Carroll, R. L. y Wild, R. 1994. Marine members of the Sphenodontia; pp. 70-83 En Fraser, N. C. y Sues, H. D.(Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.

- Casadío, S. A. 1994. Estratigrafía y Paleontología del Intervalo Maastrichtiano – Daniano en el Occidente de la Provincia de La Pampa, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 353 pp. (inédito).
- Casadío, S., Griffin, M., Parras, A., Concheyro, A., Feldmann, R., Gasparini, Z. y Parma, S. G., 2004. Biotic and environmental changes across the Cretaceous/Paleogene boundary in Patagonia. 10ª Reunión Argentina de Sedimentología: 187-188.
- Casamiquela, R., 1975. La Presencia de un Sauria (Lacertilia) en el Liásico de la Patagonia Austral. In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, N°1, Actas: 57-70. Tucumán, Argentina.
- Casamiquela, R. M. 1978. La zona litoral de la transgresión Maastrichtiense en el norte de la Patagonia. Aspectos ecológicos. *Ameghiniana* 15, 137- 146.
- Casamiquela, R. M. 1980. Considérations écologiques et zoogéographiques sur les Vértébrés de la zone littorale de la mer de Maestrichtien dans le Nord de la Patagonie. *Mem. Soc. Geol. Fr. (N.S.) Memoire N° 139*: 53-56. Ecosystemes Continentaux du Mésozoïque. Paris.
- Case, J. A. 2002. A new biogeographical model for dispersal of late Cretaceous vertebrates into Madagascar and India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (3, supplement): 42A.
- Cavin, L. 1999. Osteichthyes from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula), *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14 (s.p. 1): 105-109.
- Chebli, G. A., Mozetic, M. E., Rossello, E. A. y Bühler, M. 1999. Cuencas sedimentarias de la llanura Chacopampeana. En Caminos, R. (Ed), *Geología Argentina, SEGEMAR, Anales* 29: 637-644.
- Cione A. L. y Pereira, S. M. 1985. Los peces de la Formación Yacoraite (Cretácico Tardío—Terciario, Noreste argentino) como indicadores de salinidad. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. 40: 83–88.
- Chieffi, G., Chieffi-Baccari, G., Di Matteo, L., d'Istria, M., Marmorino, C., Minucci, S. y Varriale, B. 1992. The Harderian gland of amphibians and reptiles. En: Webb, S.M., Hoffman, R.A., Puig-Domingo, M.L. y Reiter, R.J. (Eds), *Harderian glands: porphyrin metabolism, behavioral and endocrine effects*. Berlin: Springer Verlag. p 91–108.

- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Smith, A.G. *et al.* (ICS). 2004. A Geologic Time Scale, Cambridge University Press.
- Clark, J. M. y Hernandez, R. R. 1994. A new burrowing diapsid from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, Mexico. *J. Vert. Paleont.* 14: 180–195.
- Clark, J. M., Montellano, M., Hopson, J., Hernandez, R. y Fastovsky, D. E. 1994. An Early or Middle Jurassic tetrapod assemblage from the La Boca Formation, northeastern Mexico; pp. 295-302 En Fraser, N. C. y Sues, H. D.(Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Clarke, J. y Chiappe, L. M. 2001. A new carinate bird from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *American Museum Novitates*, 3323: 1-23.
- Cocude-Michel, M. 1963. Les rhynchocephales et les sauriens de calcaires lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe occidentale. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 7: 1–187.
- Concheyro, A., Nández, C. y Casadío, S., 2002. El límite Cretácico-Paleógeno en Trapalcó, Provincia de Río Negro, Argentina, ¿Una localidad clave en América del Sur?. *Actas del XV Congreso Geológico Argentino*. El Calafate.
- Cong, L.Y., Hou, L.H., Wu, X.-C. y Hou, J. F. 1998. The gross anatomy of *Alligator sinensis* Fauvel. *Science Press, Beijing, China*, pp. 1–388.
- Cooper, M. R. 1984. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia) and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana* 25: 203–231.
- Cooper, W. E. y Vitt, L. J. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *J. Zool* 257: 353–366.
- Cooper, W. E. 2003. Correlated evolution of herbivory and food chemical discrimination in iguanian and ambush foraging lizards. *Behavioral Ecology* 14(3): 409–416
- Cooper, W. E., Jr. y Burghardt, G. M. 1990. Vomeroolfaction and vomodor. *Journal of Chemical Ecology* 16: 103–105.
- Cope, E. D., 1870. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society, Philadelphia*, 14: 1-252.
- Cope, E. D. 1892. The osteology of the Lacertilia. *Proc. Am. Philos. Soc.* 13: 185–221.



- Corbella, H., Novas, F. E., Apesteguía, S. y Leanza, H. A. 2004. First fission-track age for the dinosaur-bearing Neuquén Group (Upper Cretaceous), Neuquén basin, Argentina. *Rev. Mus. Arg. de Cienc. Nat.*, n.s. 6(2): 227-232.
- Coria, R. A. 2001. New theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. En *Mesozoic Vertebrate Life* (Tanke, D. H. y Carpenter, K, Eds.). Indiana University Press. Bloomington & Indianapolis, pp. 3-9.
- Cree, A. y Daugherty, C. 1990. Tuatara sheds its fossil image. *New Scientist* 128 (1739): 30-34.
- Crocco, M. (en prensa). Perspectiva de conjunto y recientes desarrollos en Herpetología En (Troiano, J. C. y Crocco, M., Eds), *Biomedicina de Reptiles*.
- Dashzeveg D., Novacek, M. J., Norell, M. A., Clark, J. M., Chiappe, L. M., Davidson, A., McKenna, M.C., Dingus, L., Swisher, C. y Perle, A. 1995. Unusual preservation in a new vertebrate assemblage from the Late Cretaceous of Mongolia. *Nature* 374: 446–449.
- Datta, P. M. y Ray, S. 2006. Earliest lizard from the Late Triassic (Carnian) of India. *J. Vert. Paleont.* 26: 795–800.
- Daugherty, C. H., Cree, A., Hay, J. M. y Thompson, M. B. 1990. Neglected taxonomy and continuing extinctions of tuatara (*Sphenodon*). *Nature* 347: 177-9.
- Dawbin, W.H. 1962. The Tuatara in its natural habitat. *Endeavour* 21: 16–24.
- Dawbin, W. H. 1980. The tuatara *Sphenodon punctatus*: aspects of its life history, growth and longevity. Pp. 237–250 En D. G. Newman (Ed.), *New Zealand herpetology*. New Zealand Wildlife Service, Department of Internal Affairs, Wellington, New Zealand.
- Dawbin, W.H. 1982. The tuatara *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): a review (inérito).
- Dawson, W. R., Bartholomew, G. A. y Bennet, A. F. 1977. A reprisal of the aquatic specializations of the Galapagos marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Evolution* 31: 891–897.
- De Barrio, R. E., Panza, J. L. y Nullo, F. E. 1999. Jurásico y Cretácico del Macizo del Deseado, provincia de Santa Cruz. En Caminos, R. (Ed), *Geología Argentina, SEGEMAR, Anales* 29: 511-527.
- De Beer, G. R. 1937. *The development of the vertebrate skull*. London: Oxford University Press.
- De la Fuente, M. S. 1993. Un posible podocnemididae (Pleurodira: Pelomedusoides) en

- el Cretácico Tardío de la Patagonia. Implicaciones paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 30: 423-433.
- De la Fuente, M. S. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 77: 559-575.
- De la Fuente, M. S., Lapparent de Broin, F. y Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237-244.
- Del Corro, G. 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico Superior de Chubut. *Actas I Congreso de Paleont. y Bioestr.* 2: 229-240. Tucumán.
- DeMar, R. E. y Bolt, J. R. 1981. Dentitional organization and function in a Triassic reptile *Journal of Paleontology* 55(5): 967-984.
- Demas, S., Duronslet, M., Wachtel, S., Caillouet, C. y Nakamura, D. 1990. Sex-specific DNA in reptiles with temperature sex determination. *Journal of Experimental Zoology* 253: 319-324.
- Dendy, A. 1899. Outlines of the development of the tuatara *Sphenodon (Hatteria) punctatus*. *Quarterly Journal of Microscopical Sciences* 42: 1-87.
- De Queiroz, K. 1987. Phylogenetic systematics of iguanine lizards: a comparative osteological study. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 118: 1-203.
- De Ricqlès, A. 1977. On bone histology of fossil and living reptiles with comments on its functional and evolutionary significance. En A. Bellairs y C. Cox (Eds.). *Morphology and Biology of Reptiles*. Linnean Soc. Symp. Ser 3. Academic Press. London y New York.
- De Valais, S. y Apesteguía, S. 2001. Dientes asignables a *Giganotosaurus* (Carcharodontosauria, Theropoda) provenientes de 'La Buitrera', Formation Candeleros, Provincia de Río Negro. *Ameghiniana* 38 (4): 6R.
- Duméril, A. H. A y Bibron, G. 1839. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*, Vol. 5. Paris: Roret/Fain et Thunot.
- Dupret, V. 2004. The pleurosaurs: anatomy and phylogeny. *Revue de Paléobiologie* 9 (vol. esp.): 61-80.
- Eaton, J. G., Kirkland, J. I., Hutchison, J. H., Denton, R., O'Neil, R. C. y Parrish, J. M. 1997. Nonmarine extinction across the Cenomanian-Turonian boundary, southwestern Utah, with a comparison to the Cretaceous-Tertiary extinction event.

- Geological Society of America Bulletin 109: 560-567.
- Eaton, J. y Kirkland, J. 2001. Diversity Patterns of Nonmarine Vertebrates in the Cretaceous Western Interior of North America. Abstracts VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems (1999), Buenos Aires, Argentina. 85-89.
- Edmund, A. G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. R. Ontario Mus. Life Sci. Div. Contr. 52: 1-190.
- Edmund, A. G. 1969. Dentition. En C. Gans y T. S. Parsons (Eds.). Biology of the Reptilia, Vol. 1. London: Academic Press, Pp. 117-200.
- Eldredge, N. y Stanley, S. M. (Eds.). 1984. Living Fossils. Springer Verlag, New York
- Espinoza, R. E., Wiens, J. J. y Tracy, C. R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 101:16819-16824.
- Estes, R., 1983. The Fossil Record and Early Distribution of Lizards. En Studies in Herpetology and Evolutionary Biology. Essays in honor of Ernest Edward Williams. Rhodin, A. y Miyata, K. (Eds.) Pp. 365-398. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge.
- Estes, R. y Báez, A., 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange? En The Great American Biotic Interchange (Stehli, F. y Webb, S.; Eds.). Ch. 6: 139-197.
- Estes, R. y Price, L., 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. Science 180: 748-751.
- Estes, R., de Queiroz, K. y Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes R, Pregill G, eds. Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp. Stanford: Stanford University Press, 119-281.
- Evans, 1980. The skull of a new eosuchian reptile from the Lower Jurassic of South Wales. Zoological Journal of the Linnean Society 70: 203-264.
- Evans, 1981. The postcranial skeleton of the Lower Jurassic eosuchian *Gephyrosaurus bridensis*. Zoological Journal of the Linnean Society 73: 81-116.
- Evans, S. E. 1984. The classification of the Lepidosauria. Zoological Journal of the Linnean Society 82: 87-100.

- Evans, S. E. 1985. Tooth replacement in the Lower Jurassic lepidosaur *Gephyrosaurus bridensis*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte 7: 411–420.
- Evans, S. E. 1988. The early history and relationships of the Diapsida In The Phylogeny and Classification of the Tetrapods (Benton, M. J.; ed.). Vol. 1: 221–260.
- Evans, S. E. 1992. A sphenodontian (Reptilia: Lepidosauria) from the Middle Jurassic of England, Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie Mitteilungen 8: 449–457.
- Evans, S. E. 1993. Jurassic lizard assemblages, Pp 55–65 En E. Buffetaut y J.-M. Mazin, Eds. Proceedings of the Second Georges Cuvier Symposium, Revue de Paléobiologie, Special Volume 7.
- Evans, S. E. 1994. A re-evaluation of the Late Jurassic (Kimmeridgian) reptile *Euposaurus* (Reptilia: Lepidosauria) from Cerin, France. Geobios 27: 621–631.
- Evans, S. E. 1995. Lizards: Evolution, early radiation and biogeography. Short Papers 6th Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Beijing, 51–55.
- Evans, S. E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. Biol. Rev. 78: 513–551.
- Evans, S. E., Manabe, M., Noro, M., Isaji, S. y Yamaguchi, M. 2006. A long-bodied aquatic varanoid lizard from the Early Cretaceous of Japan. Palaeontology 49: 1143–1165.
- Evans, S. E. y Fraser, N. C. 1992. A sphenodontid jaw (Reptilia, Lepidosauria) from the Upper Jurassic of Dorset. Proceedings of the Dorset Natural History Society: 199–200.
- Evans, S. E. y Kermack, K. A. 1994. Assemblages of small tetrapods from the Early Jurassic of Britain; pp. 271–283 En Fraser, N. C. y Sues, H. -D. (Eds.), In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Evans, S. E., Prasad, G.V.R. y Manhas, B. K. 2001. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India. Zool. J. Linn. Soc. 133: 309–334.
- Evans, S. E., Prasad, G.V.R. y Manhas, B. K. 2002. Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India, J. Vertebr. Paleontol. 22: 299–312.
- Evans, S.E. y Searle, B. 2002. Lepidosaurian reptiles from the Purbeck Limestone Group of Dorset, Southern England. Special Papers in Paleontology 68: 145–159.

- Evans, S. E. y Sigogneau-Russell, D. 1997. New sphenodontians (Diapsida: Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the Early Cretaceous of North Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 45-51.
- Evans, S. E. y Wang, Y. 2006. A juvenile lizard specimen with well-preserved skin impressions from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous of Daohugou, Inner Mongolia, China. *Naturwissenschaften* 94(6): 431-439.
- Evans, S. E. y Yabumoto, Y. 1998. A lizard from Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *N. Jahrb. Paläontol. Geol., Monatshefte*: 349-364.
- Fabre, J. 1973. Un squelette d'*Homoeosaurus* aff. *solnhofensis* (Rhynchocephalia) du Portlandien du Petit Plan de Canjuers (Var.). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 276 D: 1139-1142.
- Fabre, J. 1974. Un squelette de *Pleurosaurus ginsburgi* nov. sp. (Rhynchocephalia) du Portlandien du Petit Plan de Canjuers (Var.). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris. Serie D*, 278: 2417-2420.
- Fabre, J. 1981. Les rhynchocéphales et les ptérosaures à crête pariétale du Kiméridgien supérieur – Berriasien d'Europe occidentale. Le gisement de Canjuers (Var-France) et ses abords. 188 pp. Editions de la Fondations Singer-Polignac, Paris.
- Falla, R.A. 1935. The Tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Bull. Auckland Zoo. Soc.* 2: 3-5.
- Fastovsky, D. E., Clark, J. M. y Hopson, J. A. 1987. Preliminary report of a vertebrate fauna from an unusual paleoenvironmental setting, Huizachal Group, Early or Middle Jurassic, Tamaulipas, Mexico. *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems* 3: 82-87.
- Ferigolo J. 1999. South American first record of a sphenodontian (Lepidosauria, Rhynchocephalia) from Late Triassic-Early Jurassic of Rio Grande do Sul State, Brazil. In: Leanza HA, ed. *Abstracts VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*. Buenos Aires: Museo Argentino de Ciencias Naturales, 24-25.
- Ferigolo, J. 2000. Esfenodontídeos do Neo-Triássico/?Jurásico do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Pp 236-245. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Holz, M. y De Ros, L. F. (Eds). *Edicao CIGO/UFRGS*, 398 pp. Porto Alegre, RS, Brasil.
- Ferigolo, J., Bonaparte, J.F. y Ribeiro, A.M. 1999. Novos Vertebrados no Triássico Superior do RS, Brasil. *Primer Simposio de Paleontología de Vertebrados*.
- Figari, E. G. y Courtade, S. F. 1993. Evolución tectosedimentaria de la Cuenca de

- Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Actas 1: 66–77.
- Fitzinger, L. J. 1843. *Systema Reptilium*. Vienna
- Flynn, J. J. y Swisher, C. C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: Correlations to a global geochronology. S.E.P.M. Special Publication 54: 317-330.
- Flynn, J.J., Parrish, J.M., Simpson, W., Razafimanantsoa, L., Andriatompohavana, R. y Totovolahy, A. 1997. New Triassic and Jurassic vertebrates from Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 46A.
- Flynn, J. J., Parrish, J. M., Rakotosamimanana, B., Simpson, W. F, Whatley, R. L., Wyss, A. R. 1999. A Triassic fauna from Madagascar, including early dinosaurs. *Science* 286: 763 – 765.
- Fossa Mancini, E., Feruglio, E. y Yussen de Campana, J. C. 1938. Una reunión de geólogos de YPF y el problema de la terminología estratigráfica. *Boletín de Informaciones Petroleras* 15: 1-67.
- Foster, J. R. 2003. New specimens of *Eilenodon* (Reptilia: Sphenodontia) from the Morisson Formation (Upper Jurassic) of Colorado y Utah: *BYU Geology Studies* 47: 17-22.
- Fraser, N.C. 1994. Assemblages of small tetrapods from British Late Triassic fissure deposits; pp. 214-226 En Fraser, N. C. y Sues, H. D.(Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Fraser, J. R. 1995. Diets of wild Tuatara (*Sphenodon punctatus*) on Stephens Island. Tesis de Maestría. Dunedin: University of Otago.
- Fraser, N. C. 1982. A new rhynchocephalian from the british Upper Trias. *Palaeontology* 25: 709-725.
- Fraser, N. C. 1986. New Triassic sphenodontids from South-West. England and a review of their classification. *Palaeontology* 29: 165–186.
- Fraser N. C. 1988. The osteology and relationships of *Clevosaurus* (Reptilia: Sphenodontida). *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 321: 125-178
- Fraser, N.C. 1994. Assemblages of small tetrapods from British Late Triassic fissure deposits; pp. 214-226 En Fraser, N.C. y Sues, H. D. (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.

- Fraser, N. C. y Benton, M. J. 1989. The Triassic reptiles *Brachyrhinodon* and *Polysphenodon* and the relationships of the sphenodontids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96: 413-445.
- Fraser, N. C. y Shelton, C. G. 1988. Studies of tooth implantation in fossil tetrapods using high-resolution X-radiography. *Geological Magazine* 125: 117–122.
- Fraser, N.C. y Sues, H.D. 1994. Comments on Benton's "Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods"; pp. 398-400 En Fraser, N. C. y Sues, H. D. (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Fraser, N.C. y Walkden, G. M. 1984. The postcranial skeleton of the Upper Triassic sphenodontid *Planocephalosaurus robinsonae*. *Palaeontology* 27: 575–595.
- Fraser, N.C. y Wu, X.-C. 1998. Sphenodontians from the Brushy Basin Member of the Morrison Formation in Dinosaur National Monument. En Carpenter K, Chure D. J., Kirkland, J. I. (Eds.). *The Upper Jurassic Morrison Formation: an interdisciplinary study*. *Modern Geology* 23: 17–34.
- Frazetta, T. H. 1962. A functional consideration of cranial kinesis in lizards. *J Morphol* 111: 287–320.
- Frost, D. R. y Etheridge, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Univ. Kansas Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.* 81: 1–65.
- Fuchs, H. 1911. Über das Septomaxillare eines rezenten Säugetieres (*Dasypus*), nebst einigen vergleichend-anatomischen Bemerkungen über das Septomaxillare und Praemaxillare der Amnioten überhaupt. *Anat. Anz.* 38: 33–55.
- Gallina, P. A. y Apesteguía, S. 2005. *Cathartesaura anaerobica*, un nuevo saurópodo rebauisáurido de 'La Buitrera'. *Rev. Mus. Argentino de Cienc. Nat., n.s.* 7(2): 153-166.
- Gans, C. 1978. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *Trans. Zool. Soc. of London* 34: 347-416.
- Gans, C. 1979. Momentarily excessive construction as the basis. for protoadaptation. *Evolution* 33: 227–233.
- Gans, C. 1983. Is *Sphenodon punctatus* a maladapted relict?, Pages 613-620 En A. Rhodin, y K. Miyata (Eds.). *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Essays in Honor of Ernest E. Williams*. Cambridge, Museum of Comparative Zoology.

- Gans, C., Gillingham, J. C. y Clark, D. L. 1984. Courtship, mating and male combat in tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Journal of Herpetology* 18:194–197.
- Gans, C. y Wever, E. G. 1976. The ear and hearing in *Sphenodon punctatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 73 (11): 4244-4246.
- Gao, K. Q. y Norell, M. A. 2000. Taxonomic composition and systematics of Late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert. *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 1-118.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic evolution of the Southamerican crocodiles. En: Arratia, G. (Ed.) *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, *Munchen Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 30: 159–184.
- Gasparini, Z.; de la Fuente, M. Fernández, M. y Bona, P. 2001. Reptiles from coastal environments of the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Asociación Paleontológica Argentina Publicación especial* 7: 101-105. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems (Buenos Aires, 1999).
- Gasparini, Z., Salgado, L., y Casadio, S. 2003. Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia: *Cretaceous Research* 24: 152-170.
- Gaupp, E. 1900. Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. *Anat Hefte* 15:435–594.
- Gaupp, E. 1906. Die Entwicklung des Kopfskelettes. En: Hertwig, O. (Ed.). *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, vol. 3. Part 2. Jena: Verlag von Gustav Fischer. p 573–873.
- Gauthier, J. 1984. A cladistic analysis of the higher categories of the Diapsida. Tesis doctoral, University of California. University Microfilms, International, Ann Arbor. No. 85–12825. 564pp.
- Gauthier, J. A. 1994. The Diversification of the Amniotes. En Spencer, R. S.(Ed.) y Prothero, D. y Schoch, R. M. (conv.). *Major Features of Vertebrate Evolution*. Number 7: 129-159.
- Gauthier, J. A., Estes, R., y De Queiroz, K. 1988. A phylogenetic analysis of the Lepidosauromorpha En *Phylogenetic Relationships of the Lizard families: Essays commemorating Charles M. Camp* (Estes, R. y Pregill, G., Eds.) Stanford University Press, 15-98 (1988).
- Gayet, M., Marshall, L. G. y Sempere, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En R. Suárez-



- Sorucco (Ed.) Fósiles y Facies de Bolivia. Vol 1:393–433 Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12. Santa Cruz, Bolivia.
- Gaze, P. 2001. Tuatara recovery plan (2001–2011), Threatened Species Recovery Plan 47. Department of Conservation Te papa atawhai.
- Gelfo, J. N. y Pascual, R. 2001. *Peligrotherium tropicalis* (Mammalia, Dryolestida) from the early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation. *Geodiversitas* 23: 369–379.
- Gilmore, C. W. 1909. A new rhynchocephalian reptile from the Jurassic of Wyoming, with notes on the fauna of "quarry 9". *Proceeding of the United. States Natural Museum* 37: 35–43.
- Gilmore, C. W. 1928. The fossil lizards of North America. *Memoirs of the National Academy of Science* 22: 1–197.
- Gilmore, C.W. 1942. Osteology of *Polyglyphanodon*, an Upper Cretaceous lizard from Utah. *Proceedings of the United States National Museum* 92: 229–265.
- Goloboff, P. A. NONA (ver 1.8), computer program and software. Published by the author, S. M. de Tucumán, Argentina (1993).
- Goloboff, P.A., Farris, J. S. y Nixon, K. 2003. Tree Analysis Using New Technology Version 1.0. Disponible de los autores o de <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>.
- Gómez, R. O. y Báez, A. M. 2006. A new madtsoiid snake (Squamata, Ophidia) from the Upper cretaceous of Patagonia. XXII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. San Juan
- González Riga, B. 1999. Hallazgo de vertebrados fósiles en la Formación Loncoche, Cretácico Superior de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 36: 401–410.
- González Riga, B. y Casadío, S. 2000. Primer registro de Dinosauria (Ornithischia - Hadrosauridae) en la provincia de La Pampa (Argentina) y sus implicancias paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 37: 341–352.
- Gorniak, G. C., Rosenberg, H. I. y Gans, C. 1982. Mastication in the Tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): Structure and Activity of the Motor System. *Journal of Morphology* 171: 321–353.
- Gould, S. J. 1982. The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution. Pp. 83–104 En R. Milkman (Ed.) *Perspectives on Evolution*. Sunderland. Mass. Sinauer Associates.

- Gould, S. J. y Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115-151.
- Gow, C. E. 1975. The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. *Palaeontologia africana* 18: 89-131.
- Gow, C. E. 1978. The advent of herbivory in certain reptilian lineages during the Triassic. *Palaeontologia africana* 21: 133-141.
- Gow, C.E. y Raath, M.A. 1977. Fossil vertebrate studies in Rhodesia: Sphenodontid remains from the Upper Trias of Rhodesia. *Paleontologia Africana* 20: 121-122.
- Gower, D. J. y Weber, E. 1998. The braincase of *Euparkeria* and the evolutionary relationships of birds and crocodilians. *Biol. Rev.* 73: 367-411.
- Gray, J. E. 1842. Description of two hitherto unrecorded species of reptiles from New Zealand; presented to the British Museum by Dr. Diffenbach. 57-72. En: J.E. Gray, *The Zoological Miscellany. Part 2.* Treuttel, Würtz & Co., London.
- Gray, J. E. 1872. Catalogue of Shield Reptiles in the Collection of the British Museum. Part 2. Emydosaurians, Rhynchocephalia, and Amphisbaenians. London. vi + 41 p., 25 figs.
- Groeber, P. 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. 1. Hoja Chos Malal. *Revista de la Sociedad Geológica Argentina* 1: 177-208.
- Günther, A. 1867. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 157: 595–629.
- Guerstein, G. R., Junciel, G. L. y Guler, M.V. 2005. Diconodinium lureense, una nueva especie de quiste de dinoflagelado del Maastrichtiano Tardío-Daniano del Atlántico sudoccidental. *Ameghiniana* 42(2): 329-338.
- Haas, G. 1973. Muscles of the jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata. En C. Gans y T. S. Parsons (Eds.), *Biology of the Reptilia* 4: 285-490. Academic Press, London.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Deszendenz-Theorie. Zweiter Band: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Kritische Grundzüge der mechanischen Wissenschaft von den entstehenden Formen der Organismen, begründet durch die Deszendenz-Theorie.* G. Reimer, Berlin. CIX + 462 pp.
- Haines, R. W. 1969. Epiphyses and Sesamoids. Pp. 81-116 En C. Gans y T. S. Parsons (Eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 1. London: Academic Press.

- Harrison, H. S. 1901. Development and succession of the teeth in *Hatteria punctata*. Q. J. Microsc. Sci. (N.S.) 44: 161-213.
- Harrison, H. S. 1902. *Hatteria punctata* its dentitions and its incubation period. Anatomischer Anzeiger, 20: 145–158.
- Hasse, C. 1873. Zur Morphologie des Labyrinthes der Vogel. En Anatomische-Studien (C. Hasse, Ed.), vol. 1-2, pp. 189-224, tab. IX-X. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Hay, J. M; Daugherty, C. H.; Cree, A. y Maxson, L. R. 2003. Low genetic divergence obscures phylogeny among populations of *Sphenodon*, remnant of an ancient reptile lineage. Molecular Phylogenetics and Evolution 29(1): 1-19.
- Hay, J. M; Subramanian, S.; Millar, C. D., Mohandesan, E. y Lambert, D. M. 2008. Rapid molecular evolution in a living fossil. Trends in Genetics 24(3): 106-109.
- Hay, W.W., DeConto, R.M., Wold, C.N., Wilson, K.M., Voigt, S., Schulz, M., Wold, A.R., Dullo, W.C., Ronov, A.B., Balukhovsky, A.N. y Söding, E. 1999. Alternative global Cretaceous paleogeography. En: E. Barrera y C.C. Johnson (Eds.), Evolution of the Cretaceous Ocean–Climate System. Geological Society of America, Special paper 332: 1–47. Boulder.
- Hayek, H. 1927. Untersuchungen über epistropheus, atlas und hinterhauptsbein. Morphol. Jahrbuch 58: 269-437.
- Heaton, M. J. 1979. The cranial anatomy of primitive captorhinid reptiles from the Pennsylvanian and Permian of Oklahoma and Texas. Bulletin of the Oklahoma Geological Survey 127: 1-84.
- Herrel, A., Aerts, P., y de Vree, D. 1998. Static biting in lizards: functional morphology of the temporal ligaments. Journal of Zoology 244: 135-143.
- Herrel, A. y De Vree, F. 1999. Kinematics of intraoral transport and swallowing in the herbivorous lizard *Uromastix acanthinurus*. J. Exp. Biol. 202(9): 1127-1137.
- Herrel, A., de Vree, F., Delheusy, V. y Gans, C. 1999. Cranial kinesis in gekkonid lizards. Journal of Experimental Biology 202: 3687–3698.
- Herrel, A., Meyers, J.J., Nishikawa, K.C. y De Vree, F. 2001. The evolution of feeding motor patterns in lizards: modulatory complexity and constraints. Am. Zool. 41: 1311-1320.
- Hildebrand, M. 1982. Body Skeleton. En Analysis of Vertebrate Structure, 2nd Ed., pp.157 -158. New York: John Wiley y Sons.
- Hoffstetter, R. 1953. Caractères dentaires chez des Rhynchocéphales jurassiques, *Therapsaurus* et *Leptosaurus*. Bulletin du Muséum, 2e. série, 25: 213–220.

- Hoffstetter, R. 1955. Rhynchocéphales, p. 556–576. En Piveteau, J. (Ed.). *Traité de Paleontologie*. Masson et Cie, Paris.
- Hoffstetter, R. y Gasc, J-P. 1969. Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles. Pp. 201-310 En C. Gans y T. S. Parsons (eds.). *Biology of the Reptilia*, Vol. 1. London: Academic Press.
- Holliday, C. M. y Witmer, L. M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268: 457–484.
- Hone, D. W. E. y Benton, M. J. 2005. The evolution of large size: how does Cope's rule work? *Trends in Ecology & Evolution*, vol.20, no.1, pp. 4–6.
- Hoppe G. 1934. Das Geruchsorgan von *Hatteria punctata*. *Z Anat Entwicklungsgesch* 102: 434–461.
- Howes, G. B. y Swinnerton, H. H. 1901. On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*; with remarks on the egg, hatching, and on the hatched young. *Transactions of the Zoological Society of London*, 16 (Pt. 1): 1–74.
- Huene, F. von. 1910. Ueber einen echten Rhynchocephalen aus der Trias von Elgin, *Brachyrhinodon taylori*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie* 1910: 29-62.
- Huene, F. von. 1952. Revision der Gattung *Pleurosaurus* auf Grund neuer und alter Funde. *Palaeontographica* A101: 167-200.
- Hugo, C. A. y Leanza, H. A. 2001. Hoja Geológica 3969-IV, General Roca, provincias del Neuquén y Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Naturales. SEGEMAR. Boletín 308: 1-71.
- Huxley, T. H. 1869. On the representatives of the malleus and the incus of the Mammalia in other vertebrata. *Proc. Zool. Soc. Lond*: 391-407
- Hylander, W. L. 1979. The functional significance of primate mandibular form. *J. Morphol.*, 160(2): 223-40.
- Iordansky, N. N. 1973. The skull of the Crocodilia. En *Biology of the Reptilia* (C. Gans y T. S. Parsons, Eds.), vol. 4, pp. 201-262. Academic Press, London.
- Jaekel, O. 1911. *Die Wirbeltiere*. Berlin: Borntraeger.
- Jollie, M. T. 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zool* 41: 1–64.
- Jones, M. E. H. 2006. The Early Jurassic clevosaurus from China (Diapsida: Lepidosauria). *New Mex. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.* 37: 548–562.
- Juárez Valieri, R. D., Fiorelli, L. E. y Cruz, L. E. 2007. *Quilmesaurus curriei* Coria,

- 2001 (Dinosaurio, Theropoda). Su validez taxonómica y relaciones filogenéticas. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.*, n.s. 9(1): 59-66.
- Kälin, J. 1933. Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilidenschädels. *Zoologisches Jahrbuch* 57: 535–714.
- Kardong, K. V. 1988. Skeletal System: The Axial Skeleton. In *Vertebrates, Comparative Anatomy, Function, Evolution*, pp. 278-279. New York: McGraw-Hill Publishing.
- Kardong K.V. 1999. *Vertebrados: Anatomía Comparada, Función, Evolución*. McGraw-Hill/ Interamericana de España, S.A.U., Madrid. 732 pp.
- Kearney, M. 2003. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs* 17: 1–74.
- Keller G., Stinnesbeck W., Adatte T. y Stueben D. 2003. Multiple impacts across the Cretaceous-Tertiary boundary. *Earth-Science Reviews* 1283: 1-37.
- Kent, G. C. y Miller, L. 1997. *Comparative anatomy of the vertebrates*, 8th ed. Dubuque, IA: Brown. p. 487.
- Khayyam, Omar Ibn Ibrahim, s. XI. Rubaiyat. Libros Río Nuevo (1993). Barcelona.
- King, G. 1996. *Reptiles and Herbivory*. 168. pp. Chapman. &. Hall, London.
- Kingsley, J. S. 1905. The bones of the reptilian lower jaw. *Am. Nat.* 39: 59–64.
- Kluge, A. G. 1962. Comparative osteology of the eublepharid lizard genus *Coleonyx* Gray. *J Morphol* 110: 299–332.
- Krause, L. 1990. Morfologia e aspectos funcionais do esqueleto apendicular de macroteiídeos (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Bol. Inst. Bioc.* 47: 1-114.
- Krause, D.W., Prasad, G.V.R., Koenigswald, W. von, Sahni, A. y Grine, F.E. 1997. Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals. *Nature* 390: 504–507.
- Kuhn, O. 1969. Proganosauria, Bolosauria, Placodontia, Araeoscelidia, Trilophosauria, Weigeltisauria, Millerosauria, Rhynchocephalia, Protorosauria. *Handbuch der Paläherpetologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Lapparent de Broin, F. y de la Fuente, M. S. 1999. Particularidades de la fauna continental de tortugas del Cretácico de la Argentina. XIV° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (Neuquén), *Ameghiniana* 36 (Supplement), Abstracts p. 104.
- Lapparent de Broin, F. y de la Fuente, M. S. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonia,

- Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Comptes Rendues Academie des Sciences* 333: 463-470.
- Lapparent de Broin, F. de y Murelaga, X. 1999. Turtles from the Upper Cretaceous of Laño (Iberian Peninsula). En: H. Astibia *et al.* (coords). *Geology and palaeontology of the Upper Cretaceous vertebrate-bearing beds of the Laño Quarry (Basque-Cantabrian Region, Iberian Peninsula)*. Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava, Vitoria, 14 (Num. Esp. 1): 135-211.
- Le Loeuff, J. 1993. European Titanosaurids. *Revue de Paléobiologie*, Vol. spéc. 7: 105-117.
- Leanza, H. A. 1999. The Jurassic and Cretaceous terrestrial beds from Southern Neuquén Basin, Argentina. Field Guide. Instituto Superior de Correlación Geológica. INSUGEO. Serie Miscelánea 4, 1-30.
- Leanza, H. A.; Apesteguía, S.; Novas, F.E. y de la Fuente, M. S. 2004. "Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén basin (Argentina) and their tetrapod assemblages". *Cretaceous Research* 25 (1): 1-96.
- Legarreta, L. y Uliana, M. A. 1991. Jurassic / Cretaceous marine oscillations and geometry of a back-arc basin fill, central Argentine Andes. In *Sedimentation, Tectonics and Eustasy* (ed. Mc Donald D.I.M.). I.A.S. Special Publication (London) 12: 429-450.
- Liem, K.F., Bernis, W.E. y Walker, W.F. Jr. 2001. The Axial Skeleton. In *Functional Anatomy of the Vertebrates: an Evolutionary Perspective* 3 Ed, pp. 274-276. New York. Harcourt College Publishers.
- Llambías, E. J. 1999. Las rocas ígneas gondwánicas. En: *Geología Argentina*. SEGEMAR, Anales 29 (14): 349-376. Buenos Aires
- Lull, R. S. 1953. Triassic life of the Connecticut Valley (revised). *Connecticut Geological and Natural History Survey Bulletin* 81: 336p
- Luther, A. 1914. Über die vom N. trigeminus versorgte Muskulatur der Amphibien mit einem vergleichenden Ausblick über den Adductor mandibulae der Gnathostomen, und einem Beitrag zum Verständnis der Organisation der Anurenlarven. *Acta Societatis Scientiarum Fennicae, Series B*, 44: 1–151.
- Lydekker, R. 1880. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History) Part 1. Trustees of the British Museum, London.

- Macellari, C. E., Askin, R. A. y Huber, B. 1987. El límite Cretácico Terciario en la Península Antártica. X Congreso Geológico Argentino, Tucumán. Actas III: 167-170.
- Macey, J. R., Schulte, J. A., Larson, A., Ananjeva, N. B., Wang, Y. Z., Pethiyagoda, R. y Rastegar-Pouyani, N. 2000. Evaluating trans-Tethys migration: An example using acrodont lizard phylogenetics. *Systematic Biology* 49:233-256.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2007. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 2.01. <http://mesquiteproject.org>
- Mahler, L. 2006. The palatal dentition in squamate reptiles : Morphology, development, attachment and replacement. *Fieldiana* 108 : 1-61.
- Maisch, M. W. y Matzke, A. T. 2006. The braincase of *Phantomosaurus neubigi* (Sander, 1997), an unusual ichthyosaur from the Middle Triassic of Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26(3): 598–607.
- Makadi, L. 2007. *Bicuspidon* aff. *hatzegiensis* (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehbánya Formation (Hungary, Bakony Mts). *Acta Geologica Hungarica* 49(4): 373-385.
- Makovicky, P. J.; Apesteguía, S. y Agnolín, F. L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011.
- Malan, M. E. 1941. Cranial anatomy of the genus *Gerrhosaurus*. *S. Afr. J. Sci.* 37: 192-217.
- Malan, M. E. 1946. Contributions to the comparative anatomy of the nasal capsule and the organ of Jacobson of the Lacertilia. *Ann Univ Stellenb* 24:69–137.
- Malumian, N. y Caramés, A. 1995. El Daniano marino de Patagonia (Argentina): Paleobiogeografía de los foraminíferos bentónicos. In: Nández, C. (Ed): Paleógeno de América del Sur. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 3: 83-105.
- Marensi, S. A., Casadío, S. y Santillana, S. N. 2003. Estratigrafía y sedimentología de las unidades del Cretácico Superior-Paleógeno aflorantes en la margen sureste del lago Viedma, provincia de Santa Cruz, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 58 (3): 403-416
- Markwell, T. J. 1998. Relationship between tuatara *Sphenodon punctatus* and fairy prion *Pachyptila turtur* densities in different habitats on Takapourewa (Stephens island), Cook Strait, New Zealand. *Marine Ornithology* 26: 81–83
- Marquillas R., del Papa, C. y Sabino, I. F., 2005. Sedimentary aspects and

- paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous-Paleogene), northwestern Argentina. *International Journal of Earth Sciences*, 94 (1):94-113.
- Marquillas, R., del Papa, C., Sabino, I. y Heredia, J. 2003. Prospección del límite K/T en la cuenca del Noroeste, Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 58 (2): 271-274.
- Martinelli, A. G. y Forasiepi, A. M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro Province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n. s. 6:257-305.
- Maynard-Smith, J., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. y Wolpert, L. 1985. Developmental constraints and evolution: A perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution. Chicago. *Quarterly Review of Biology* 60: 265-287.
- McDowell, S. B. y Bogert, C. M. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of anguimorph lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 105:1-142.
- Meyer, H. von. 1831. (*Pleurosauros goldfussi*) *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae germanicae naturae curiosorum* 15: 194-195.
- Meyer, H., 1850, Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet: *Neües Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, Bd 18, p. 195-204.
- Meyer, H., 1855, Briefliche Mitteilung an Prof. Bronn: *Neües Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, 1855, p. 326-327.
- Meyer, H. von. 1860. Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. H. Keller, Frankfurt am Main.
- Meyer, H., 1847, *Homoeosaurus maximiliani* und *Ramphorhynchus (Pterodactylus) longicaudus*, zwei fossile reptilien aus dem Kalkschiefer von Solenhofen im Naturalienkabinet seiner kaiserlich hoheit des Herzogs Maximilian von Leuchtenberg zu Eichstaedt. Frankfurt am Main, Verlag, p. 3-11.
- Meyer, H., 1850, Mittheilungen an Professor Bronn gerichtet: *Neües Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, Bd 18, p. 195-204.
- Miquel, S. E. 1998. Una nueva especie de *Potamolithus* de la Patagonia (Gastropoda, Prosobranchia, Hydrobiidae). *Biociencias* 6(1): 145-157. Porto Alegre.
- Moller, H. 1985. Tree Wetas (*Hemideima crassicuris*) (Orthoptera: Stenopelmatidae) of Stephens Island, Cook Strait. *N. Z. J. Zool.* 12: 55-69.



- Molnar, R. E. 1989. Terrestrial tetrapods in Cretaceous Antarctica In Crame, J. A. (Ed.), *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*, Geological Society Special Publication No. 47, pp. 131-140.
- Morrone, J. 2000. El lenguaje de la Cladística. Dirección General de Publicaciones y Formato Editorial, UNAM. Primera edición. Impreso en México, DF. Pp109.
- Münster, G., 1839, Ueber einige Petrefakten-Kunde in den lithographischen Schieferen von Baiern: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Bd, p. 676-682.
- Musacchio, E. A., Beros, C. y Pujana, I. 1990. Microfósiles continentales del Jurásico y el Cretácico en Chubut y su contribución a la bioestratigrafía de la Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. 355–383. In Volkheimer, W. (ed.). Bioestratigrafía de los Sistemas Regionales del Jurásico y el Cretácico de América del Sur. Volume 2. CRICYT, Mendoza, 623 pp.
- Náñez, C. y Concheyro, A., 1997. Límite Cretácico-Paleógeno. Geología y Recursos Minerales del Departamento de Añelo. Provincia del Neuquén. República Argentina. Dirección Nacional del servicio Geológico, Anales 25: 129-149.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9. published by the author, Ithaca, New York, USA. Both packages available from <http://www.cladistics.org>.
- Nopcsa, F. 1934. The Influence of geological and climatological factors on the distribution of non-marine fossil reptiles and Stegocephalia. Quarterly Journal of the Geological Society 90: 76-140.
- Norris, T. B., Rickards, G. K. y Daugherty, C. H. 2004. Chromosomes of tuatara, *Sphenodon*, a chromosome heteromorphism and an archaic reptilian karyotype. Cytogenetic and Genome Research 105: 93-99
- Novas F. E., Apesteguía S., Pol D., De Valais S., Forasiepi A., Leanza H., Gonzalez J. A. y Haro A. 1999. Primer registro de Lepidosaurios Esfenodontes para el Cretácico Superior. Ameghiniana 36(Sup): 16-17.
- Novas, F. E., Canale, J. I. e Isasi, M. P. 2003. Un terópodo maniraptor del Campaniano-Maastrichtiano del norte patagónico. Ameghiniana 40(4) supl.: 63R.
- Nullo, F. E., Panza, J. L. y Blasco, G. 1999. Jurásico y Cretácico de la Cuenca Austral. En Caminos, R. (Ed), Geología Argentina, SEGEMAR, Anales 29: 528-535.
- Nydam, R. L. 1999. Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the medial and Late Cretaceous: new records from Utah, USA, and Baja California del norte,

- Mexico. In: D.D. Gillette (ed.), Vertebrate Paleontology in Utah. Geological Survey Miscellaneous Publication 99-1: 303-317. Salt Lake City, Utah, USA.
- Nydam, R. L. 2002. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian-Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 645-600.
- Nydam, R.L. Eaton, J. G. y Sankey, J. 2007. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of "teiids". *Journal of Paleontology* 81:538-549.
- Nydam, R. L. y Cifelli, R. L. 2002. A new teiid lizard from the cedar mountain formation (Albian- Cenomanian boundary) of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:276-285.
- Nydam, R. L., Gauthier, J. y Chiment, J. J. 2000. The mammal-like teeth of the Late Cretaceous lizard *Peneteius aquilonius* Estes 1969 (Squamata, Teiidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 628-631.
- O'Donoghue, C. H. (1920). The blood vascular system of the tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 210, 175-252.
- Oelrich T. M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 94: 3-122.
- Olsen, P. E. 1980. A comparison of the vertebrate assemblages from Newark and Hartford basins (early Mesozoic, Newark Supergroup) of eastern North America. En *Aspects of Vertebrate history: Essays in honor of Edwin Harris Colbert* (Ed. L. L. Jacobs), p. 35-53. Flagstaff, Arizona: Museum of North Arizona Press.
- Olson, E. C., 1960, A trilophosaurid reptile from the Kootenai Formation (Lower Cretaceous): *Journal of Paleontology*, v. 34, n. 3, p. 551-555.
- Olivero, E. B., Malumian, N. y Palamarczuk, S. 2003. Estratigrafía del Cretácico Superior-Paleoceno del área de Bahía Thetis, Andes fueguinos, Argentina: acontecimientos tectónicos y paleobiológicos. *Rev. geol. Chile* 30 (2): 245-263.
- Oppel, M. 1811. *Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien*. Munchen, 87 pp.
- Ösi, A.; Clark, J. M. y Weishampel, D. B. 2007. First report en a new basal eusuchian crocodyliform with multicusped teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 243(2): 169-177.

- Ostrom, J. H. 1962. On the Constrictor Dorsalis Muscles of *Sphenodon*. Copeia N°4: 732-735.
- Owen, R. 1859. Supplement to the Monograph of the fossil reptilia of the Cretaceous formations. Palaeontographical Society, London. N°1: 1859.
- Pacey, D. E. 1978. On a tetrapod assemblage from a Mesozoic fissure fill, South Wales [tesis doctoral]: London, University of London, 273p.
- Page, R., Ardolino, A., de Barrio, R. E., Franchi, M., Lizuain, A., Page, S. y Silva Nieto, D. 1999. Estratigrafía del Jurásico y Cretácico del Macizo de Somún Curá, provincias de Río Negro y Chubut. En Caminos, R. (Ed), Geología Argentina, SEGEMAR, Anales 29: 460-488.
- Pankhurst, R. J., Rapela, C. W., Fanning, C. M. y Márquez, M. 2006. Gondwanide continental collision and the origin of Patagonia. Earth Science Reviews, 76: 235-257.
- Papú, O. H., Prámparo, M. B., Náñez, C. y Concheyro, A., 2000. Palinología y Micropaleontología de la Formación Jagüel (Maastrichtiano-Daniano), Perfil Paso, Cuenca Neuquina, Argentina. Actas Simposio Paleógeno de América del Sur. Subsecretaría de Minería de la Nación. Servicio Geológico Minero Argentino, Anales, 33:17-31.
- Parker, W. K. 1880. On the structure and development of the skull in the lacertilia. I. On the skull of the common lizards (*Lacerta agilis*, *L. viridis*, and *Zootoca vivipara*) Philos Trans R Soc Lond (Biol) 170: 595–640.
- Parker, F.; 1983. The prehensile tailed skink (*Corucia zebrata*) on Bougainville island, Papua New Guinea. Advances in Herpetology and Evolutionary Biology, Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts, U.S.A. pp. 435- 440.
- Parras, A. 1999. [ Estratigrafía y Paleontología del Grupo Malargüe (Límite Cretácico-Paleógeno), en la Provincia de Mendoza. Tesis Doctoral Universidad Nacional de Córdoba, 323 pp. Inédita.
- Parras, A. y Casadío, S. 1999. Paleogeografía del sector septentrional de la cuenca Neuquina, durante el intervalo Campaniano-Daniano. 7° Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales (Santa Rosa, 1999), pp. 261-268.
- Parras, A., Casadío, S., Náñez, C., Concheyro, A. y Griffin, M. 2004. The Cretaceous Paleogeomne boundary in the Neuquen basin, northern Patagonia, Argentina. Resúmenes de la X Reunion Argentina de Sedimentología, San Luis. Simposio K/T: 195-196.

- Parsons, T. S. 1959. Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. *Bull Mus Comp Zool* 120: 104–277.
- Parsons, T. S. 1970. The nose and Jacobson's organ. Pp. 99–191 in C. Gans y T. S. Parsons, eds. *Biology of the Reptilia*, Vol. 2. Morphology B. Academic Press, London.
- Pascual, R., Goin, F. J., Gonzalez, P., Ardolino, A. y Puerta, P. F. 1999. A Highly Derived Docodont from the Patagonian Late Cretaceous: Evolutionary Implications for Gondwanan Mammals. *Geodiversitas* 22:195-214.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1976. Notas sobre vertebrados de la frontera cretácica-terciaria. Ceratodontinae (Peces, Osteichthyes, Dipnoi) de la Formación Coli Toro y otras unidades del Cretácico Tardío de Patagonia y sur de Mendoza. Sus implicancias paleobiogeográficas. *Actas VI Congr. Geol. Argent.* I: 565-577.
- Pasqualetti, M., Bertolucci, C., Ori, M., Innocenti, A., Magnone, M. C., De Grip, W. J., Nardo, I. y Foá, A. 2003. Identification of circadian brain photoreceptors mediating photic entrainment of behavioural rhythms in lizards. *European Journal of Neuroscience* 18: 364–372.
- Patterson, C. 1977. Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton versus the endoskeleton. In: Andrews SM, Miles RS, Walker AD, editors. *Problems in vertebrate evolution*. New York: Academic Press. p 77–121.
- Paul, G. S. 2002. Skeletons. In *Dinosaurs of the Air*, pp. 45-47. Maryland. John Hopkins Press.
- Pereda Suberbiola, X. 2007. Eurogondwanan" affinities of Late Cretaceous (Santonian-Maastrichtian) continental tetrapod faunas of Europe? 1<sup>st</sup> Symposium International de Paléobiogéographie. Paris 2007. Abstracts p. 79.
- Perry, S. F. y Sander, M. 2004. Reconstructing the evolution of the respiratory apparatus in tetrapods. *Respiratory Physiology & Neurobiology* 144 (2-3): 125-139.
- Philippe, M., Cuny, G., Bamford, M., Jaillard, E., Barale, G., Gomez, B., Ouaja, M., Thévenard, F., Thiébaud, M. y Von Sengbusch, P. 2003. *Journal of Biogeography* 30: 389–400
- Platel, R. 1989. Anatomy of the brain of the New Zealand Gray *Sphenodon punctatus* (Sphenodontidae). A quantitative study of the principle subdivisions of the brain. *Journal Fur Hirnforschung* 30 (3): 325-337.

- Pol, D. y Apesteguía, S. 2001. "New information on the phylogenetic relationships of *Araripesuchus* within Crocodyliformes". *Journal of Vertebrate Palaeontology* 21, Abstracts, p. 89A.
- Pol, D. y Apesteguía, S. 2006. New *Araripesuchus* Remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490, 38 pp.
- Porter, K.R. 1972. *Herpetology*. W.B. Saunders Company, Chicago. 524 p
- Pough, F. H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54:837–844.
- Powell, C. McA. 1979. A speculative tectonic history of Pakistan and surroundings: Some constraints from the Indian Ocean. In: Farah A, Dejong KA, eds. *Geodynamics of Pakistan*. Geological Survey of Pakistan, 5–24.
- Powell, J. E. 1987. Hallazgo de un dinosaurio hadrosáurido (Ornithischia, Ornithopoda) en la Formación Allen (Cretácico Superior) de Salitral Moreno, Provincia de Río Negro, Argentina. Xº Congreso Geológico Argentino, Actas 3, 149-152.
- Powell, J. E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records Queen. Vict. Mus.* 111: 1-173.
- Pratt, C. W. M. 1948. The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. *Proc Zool Soc Lond* 118:171–201.
- Pregill, G. 1986. Body size of insular lizards: A pattern of Holocene dwarfism. *Evolution* 40(5): 997-1008.
- Quinn, A. 2002. Sex-specific DNA not found in *Sphenodon*, a reptile with TSD. 29th General Meeting of the Australian Society of Herpetologists, Birrigai, ACT.
- Rage, J. C. 1996. Le peuplement animal de Madagascar: une composante venue de Laurasie est-elle envisageable? In: W.R. Lourenço (ed.), *Biogéographie de Madagascar*, 27–35. ORSTOM, Paris.
- Rage, J.-C. 1999. Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Laño (Basque Country, Spain). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alva* 14, 121–133.
- Rage, J. –C. 2003. Relationships of the Malagasy fauna during the Late Cretaceous: Northern or Southern routes? *Acta Palaeontologica Polonica* 48(4): 661-662.
- Rasmussen, T. E. y Callison, G. 1981. A new herbivorous sphenodontid (*Rhynchocephalia*: Reptilia) from the Jurassic of Colorado. *Journal of Paleontology*, 55, 1109-1116.

- Rauhut, O. W. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48(1): 87-110.
- Reiner, A. y Northcutt, R. G. 2000. Succinic dehydrogenase histochemistry reveals the location of the putative primary visual and auditory areas within the dorsal ventricular ridge of *Sphenodon punctatus*. *Brain, Behavior and Evolution* 55(1): 26-36.
- Reisz R. R. 1981. A diapsid reptile from the Pennsylvanian of Kansas. University of Kansas Publications of the Museum of Natural History 7: 1-74.
- Reilly, S. M., McBrayer, L. D. y White, T. D. 2001. Prey processing in amniotes: biomechanical and behavioral patterns of food reduction. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 128 : 397-415.
- Remane, J. 2000. Explanatory note to the international stratigraphic chart. Publication courtesy of the Division of Earth Sciences, UNESCO. 31° International Geological Congress (Río de Janeiro).
- Renesto, S. 1995. A sphenodontid from the Norian (Late Triassic) of Lombardy (Northern Italy): a preliminary note. *Modern Geology* 20: 149–158.
- Renesto, S. y Viohl, G. 1997. A Sphenodontid (Reptilia, Diapsida) from the Late Kimmeridgian of Schamhaupten (Southern Franconian Alb, Bavaria, Germany). *Archaeopteryx* 15: 27–46.
- Renous, S. 1975. Details of the muscular and nervous system in the anterior member of *Sphenodon punctatus* (Reptiles-Rhynchocephales). *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch* 121(2): 230-238.
- Rest, J. S., Ast, J. C., Austin, C. C., Waddell, P. J. Tibbetts, E. A., Hay, J. A. y Mindell, D. P. 2003. Molecular systematics of primary reptilian lineages and the tuatara mitochondrial genome. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 289-297.
- Reynoso, V. H. 1992. Descripción de los esfenodontes (Sphenodontia, Reptilia) de la fauna del Cañón del Huizachal (Jurásico Temprano- Medio), Tamaulipas, México: México, UNAM. Facultad de Ciencias, tesis Maestría, 86 p. (inédita).
- Reynoso, V. H. 1996. A Middle Jurassic Sphenodon-like sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from Huizachal Canyon, Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(2):210-221.
- Reynoso, V. H. 1997. A “beaded” sphenodontian (Diapsida: Lepidosauria) from the Early Cretaceous of Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 17: 52-59.

- Reynoso, V. H. 1998. Acatlántida y el origen insular de la fauna terrestre de Tlayúa. *Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados, Publicación Especial N° 1*: 4-11.
- Reynoso, V.-H., 2000. An unusual aquatic sphenodontian (Reptilia: Diapsida) from the Tlayua Formation (Albian), Central Mexico. *Journal of Paleontology*: 74:133-148.
- Reynoso, V.-H., 2003. Growth patterns and ontogenetic variation of the teeth and jaws of the Middle Jurassic sphenodontian *Cynosphenodon huizachalensis* (Reptilia: Rhynchocephalia). *Canadian Journal of Earth Sciences* 40: 609–619.
- Reynoso, V.-H., 2005. Possible evidence of a venom apparatus in a middle Jurassic sphenodontian from the Huizachal red beds of Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3):646–654.
- Reynoso, V.H. y Callison, G. 2000. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130, 183–212.
- Reynoso, V. H. y Clark, J. M. 1998. A dwarf sphenodontian from the Jurassic La Boca Formation of Tamaulipas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(2):333-339.
- Riccardi, A. 1987. Cretaceous paleogeography of Southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 59: 165-195.
- Rich, T. H. 1996. Significance of Polar dinosaurs in Gondwana. *Memoirs of the Queensland Museum* 39 (3), 711-717.
- Rich T. H., Flannery, T. F., Trusler, P., Kool, L., van Klaveren, N. y Vickers-Rich, P. 2002 Evidence that monotremes and ausktribosphenids are not sistergroups. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22:466-469.
- Rich, T. H., Molnar, R. E. y Rich, P. V. 1983. Fossil vertebrates from the Late Jurassic or Early Cretaceous Kirkwood Formation, Algoa Basin, Southern Africa. *Trans. Geol. Soc. S. Africa* 86, 281-291.
- Rich T. H., P. Vickers-Rich, P. Trusler, T. F. Flannery, R. L. Cifelli, A. Constantine, L. Kool, y N. Van Klaveren. 2001. Monotreme nature of the Australian Early Cretaceous mammal *Teinolophos*. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 113-118.
- Rieppel, O. 1981. The skull and jaw adductor musculature in chameleons. *Rev Suisse Zool* 88: 433–445.
- Rieppel, O. 1985. The *recessus scalae tympani* and its bearing on the classification of reptiles. *Journal of Herpetology* 19: 373–384.

- Rieppel, O. 1987. The development of the trigeminal jaw adductor musculature and associated skull elements in the lizard *Podarcis sicula*. J. Zool. Lond. 212: 131–150.
- Rieppel, O. 1992a. Studies on skeleton formation in reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). Fieldiana Zool 68:1–25.
- Rieppel, O. 1992b. The Skull in a Hatchling of *Sphenodon punctatus*. Journal of Herpetology 26(1): 80–84.
- Rieppel, O. 1993 Patterns of diversity in the reptilian skull. En: Hanken, J., Hall, B. K. (Eds). The skull, vol. 2. Patterns of structural and systematic diversity. Chicago: University of Chicago Press. p 344–390.
- Rieppel, O. 1994. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata.; pp. 23–37. En Fraser, N.C. y Sues, H. D.(Eds.), In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Rieppel, O. 1999. Turtle origins. Science 283: 945–946.
- Rieppel, O. y Gronowski, R. W. 1981. The loss of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. Zoological Journal of the Linnean Society 72: 203–217.
- Rieppel, O. y Zaher, H. 2000. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. Zoological Journal of the Linnean Society 129: 489–514.
- Riggs, E.S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. American Journal of Science (Series 4) 15: 299–306.
- Riggs, E.S. 1904. Structure and relationships of opisthocoelian dinosaurs. Part II: The Brachiosauridae. Field Columbian Museum Geological Series 2: 229–248.
- Robb, J. 1977. The Tuatara. Meadowfield Press. Durham, England. 64 pp.
- Robins, A.; Chen, P.; Beazley, L. D. y Dunlop, S. A. (2005), Lateralized predatory responses in the ornate dragon lizard (*Ctenophorus ornatus*), Neuroreport 16 (8): 849–852.
- Robinson, P. L. 1962. Gliding lizards from the Upper Keuper of Great Britain. Proceedings of the Geological Society, London 1601: 137–146.
- Robinson, P. L. 1967. The evolution of the Lacertilia. Colloque international du Centre National de la Recherche Scientifique 163: 395–407.
- Robinson, P. L. 1973. A problematic reptile from the British Upper Trias. Journal of the Geological Society 129: 457–479.



- Robinson, P. L. 1976. How *Sphenodon* and *Uromastix* grow their teeth and use them, p. 43–64. En A. d. A. Bellairs y C. B. Box (Eds.), *Morphology and Biology of Reptiles*. Academic Press, London.
- Roberts, E. M., Rogers, R. R. y Foreman, B. Z. 2007. Continental insect borings in dinosaur bone: examples from the Late Cretaceous of Madagascar and Utah. *Journal of Paleontology* 81: 201–208.
- Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 p.
- Romer, A. S. 1966. *Vertebrate Paleontology* (3<sup>rd</sup> Ed). Chicago. University of Chicago Press.
- Romer, A. S. 1977. *The vertebrate body*. 5<sup>th</sup> edition, W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Ross, C. F., Sues, H. -D. y De Klerk, W. J. 1999. Lepidosaurian remains from the Lower Cretaceous Kirkwood Formation of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19(1): 21–27.
- Rothery, T. 2003. Species or sexes? Dimorphism in the aquatic sphenodontid *Pleurosaurus*. 47th Annual Meeting of the Palaeontological Association. University of Leicester. Abstracts, p. 50 ([http://downloads.palass.org/annual\\_meeting/2003/confabs2003.pdf](http://downloads.palass.org/annual_meeting/2003/confabs2003.pdf)).
- Rougier, G.W. y Apesteguía, S. 2004. The Mesozoic radiation of Dryolestoids in South America: dental and cranial evidence. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 106A.
- Rougier, G.W., Novacek, M.J., Ortiz-Jaureguizar, E., Pol, D. y Puerta, P. 2003. Reinterpretation of *Reigitherium bunodontum* as a reigitheriidae dryolestoid and the interrelationships of South American dryolestoids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 74A.
- Rougier, G. W., Novacek, M. J., Pascual, R., Gelfo, J. N., y Cladera, G. 2000. New late cretaceous mammals from Argentina and the survival of Mesozoic lineages in the Patagonian Early Tertiary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, Supp. 3: 65A.
- Rougier, G. W., Novacek, M. J., Pol, D., Forasiepi, A., Muzzopappa, P., Sterli, J. y Cariglino, B. 2002. La fauna mamaliana de la formación La Colonia (Cretácico Superior), Chubut: afinidades y diversidad. *Ameghiniana* 39, supp. 16a.
- Säilä, L. K. 2005. A new species of the sphenodontian reptile *Clevosaurus* from the Lower Jurassic of South Wales. *Palaeontology* 48: 817–831.
- Salfity, J. A. y Marquillas, R. A. 1999. La cuenca Cretácico-Terciaria del norte

- argentino. En Caminos, R. (Ed), Geología Argentina, SEGEMAR, Anales 29: 613-626.
- Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la Provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.
- Salgado, L. y Coria, R. A. 1993. El género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 30 (2): 119-128.
- Salgado, L. y Coria, R. A. 1996. First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana* 33: 367-371.
- Salgado, L., Coria, R. A. y Calvo, J. O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3-32.
- Sampson, S. D., Witmer, L. M., Forster, C. A., Krause, D.W., O'Connor, P. M., Dodson, P., y Ravoavy, F. 1998. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. *Science* 280: 1048-1051.
- Sanz, J. L.; Powell, J. E.; Le Loeuff, J.; Martínez, R. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (Northcentral Spain), titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava* 14 (1): 235-255.
- Säve-Söderbergh, G. 1946. On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon*, *Varanus*, and *Lacerta*. *Arch. Zool.* 38A: 1-24.
- Säve-Söderbergh, G. 1947. Notes on the braincase in *Sphenodon* and certain Lacertilia. *Zool. Bidrag. Från. Uppsala* 25: 489-516.
- Scasso, R.A., Kiessling, W., Aberhan, M., Medina, F.A. y Ruiz, L., 2004. Villains at the Cretaceous-Tertiary boundary in Neuquén Basin, Argentina. *ICHNIA*, First International Congress on Ichnology, Abstracts: 74-75. Trelew, Chubut.
- Schauinsland H. 1900. Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Skelettsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven etc. *Arch Mikrosk Anat Entwicklungsgesch* 56: 747-867.
- Schmid, K. L. Schmid, Howland, H. C. y Howland, M. 1992. Focusing and accommodation in tuatara (*Sphenodon punctatus*). *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 170(3): 263-266.

- Schumacher, G. H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. En *Biology of the Reptilia* 4. C. Gans (Ed.). Academic Press, London y New York, pp. 101–194.
- Schwenk, K. 2000. Feeding: form, function, and evolution in tetrapod vertebrates. Academic Press, San Diego.
- Scotese, C. R. 1997. Continental Drift, 7th edition, PALEOMAP Project, Arlington, Texas, 79 pp.
- Scotese, C. R. 2004. A continental drift flipbook. *Journal of Geology*, 112: 729–741.
- Scotese, C. R., Boucot, A. J. y McKerrow, W. S. 1999. Gondwanan palaeogeography
- Seligmann, H., Beiles, A. y Werner, Y. L. 2003. More injuries in left-footed individual lizards and *Sphenodon*. *Journal of Zoology* 260: 129–144.
- Sereno, P. C., Beck, A. L., Dutheil, D. B., Larsson, H. C. E., Lyon, G. H., Moussa, B., Sadleir, R. W., Sidor, C. A., Varricchio, D. J., Wilson, G. P. y Wilson, J. A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286: 1342–1347.
- Shiino, K. 1914. Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes. I. Das Chondrocranium von *Crocodylus* mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und der Kopfgefäße. *Anatomische Hefte* 50: 257–382.
- Shubin, N.H., Olsen, P.E. y Sues, H.D. 1994. Early Jurassic small tetrapods from the McCoy Brook Formation of Nova Scotia, Canada; pp. 242–250 En Fraser, N. C. y Sues, H. -D. (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Siebenrock, F. 1895. Das Skelett der Agamidae. *Sitz. Akad. Wiss. Wien* 104: 1089–1196.
- Simón, M. E. y Kellner, A. W. A. 2003. New sphenodontid (Lepidosauria, Rhynchocephalia, Eilenodontinae) from the Candeleros Formation, Cenomanian of Patagonia, Argentina. *Boletim Museu Nacional, N. S., Geol., Rio de Janeiro* 68: 1–12.
- Simpson, G. G. 1926. American terrestrial Rhynchocephalia. *American Journal of Science* 5: 12–16.
- Simpson, G.G. 1933. A new fossil snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 67: 1–22.
- Simpson, G. G. 1935. Early and middle Tertiary Geology of the Gaiman region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates* 775: 1–29.

- Simpson, G. G. 1944. *Tempo and mode in Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Simpson, G. G. 1953. *The major features on Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Skelton, P. (Ed.). 1993. *Evolution: A biological and Paleontological approach*. Addison Wesley. Pp. 1069.
- Smith, A. G., Smith, D. G. y Funnell, B. M. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge University Press, 102 pp.
- Smith, A. B., Gale, A. S. y Monks, N. E. A. 2001. Sealevel change and rock record bias in the Cretaceous: a problem for extinction and biodiversity studies. *Paleobiology* 27: 241–53.
- Smith, K. K. 1980. Mechanical significance of streptostyly in lizards. *Nature* 283: 778–779.
- Smith, K. T. 2001. Iguanian phylogeny: implications for the origin of a portion of the recent Malagasy biota. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(suppl. 3): 102A.
- Smith-Woodward, A. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1: 169-184.
- Spalletti, L. A. y Gazzera, C. E. 1989. Eventos eólicos en capas rojas cretácicas (Fm. Rio Limay, Grupo Neuquén), sector Sudeste de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Contribución de los Simposios sobre el Cretácico de América Latina, parte A: Eventos y Registro Sedimentario*: 89-100.
- Sues, H. D. y Baird, D. 1993. A skull of a sphenodontian lepidosaur from the New Haven Arkose (Upper Triassic: Norian) of Connecticut. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 370-372.
- Sues, H. D., Clark, J. M. y Jenkins Jr., F. A. 1994a. A review of the Early Jurassic tetrapods from the Glen Canyon Group of the American Southwest; pp. 284-294 En Fraser, N.C. y Sues, H. -D. (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Sues, H. -D. y Reisz, R. R. 1995. First record of the early mesozoic sphenodontian *Clevosaurus* (Lepidosauria:Rhynchocephalia) from the Southern Hemisphere. *Journal of Palaeontology* 69 (1): 123-126.

- Sues, H. -D.; Shubin, N. H. y Olsen, P. E. 1994b. A new sphenodontian (Lepidosauria: Rhynchocephalia) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 327-340.
- Sulimski, A. 1975. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Late Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 33: 25–102.
- Swinton, 1939. A new triassic rhynchocephalian from Gloucestershire. *Annals and Magazine of Natural History* 11(4): 591-594.
- Tagle, R. 2005. A tsunami deposit at the Cretaceous/Paleogene boundary in the Neuquén Basin of Argentina. *Cretaceous Research* 26: 283-297.
- Tannenbaum Kaye, F. y Padian, K. 1994. Microvertebrates from the Placerias Quarry: a window on Late Triassic vertebrate diversity in the American Southwest; pp. 171-196 En Fraser, N. C. y Sues, H. D.(eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Tapia, A. 1918. Una mandíbula de dinosaurio procedente de Patagonia. *Physis* 4: 369-370.
- Tasch, P. y Volkheimer, W. 1970. Jurassic conchostracans from Patagonia. *University of Kansas, Paleontological Contributions* 50: 1–23.
- Thompson, M. B. y Daugherty, C. H. 1998. Metabolism of tuatara, *Sphenodon punctatus*. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 119: 519-522.
- Throckmorton, G. S. 1980. The chewing cycle in the herbivorous lizard *Uromastix aegypticus* (Agamidae). *Archives of Oral Biology* 25, 225–233.
- Throckmorton, G. S., Hopson, J. A. y Parks, P. 1981. A redescription of *Toxolophosaurus claudi* Olson, a lower Cretaceous herbivorous sphenodontid reptile. *Journal of Paleontology* 55: 586-597.
- Torres-Carvajal, O. 2003. Cranial Osteology of the Andean Lizard *Stenocercus guentheri* (Squamata: Tropiduridae) and its postembryonic development. *Journal of Morphology* 255: 94–113.
- Towns, D. R. y Ballantine, W. J. 1993. Conservation and Restoration of New Zealand Ecosystems. *Tree* 8: 452-457.
- Uliana, M. A. y Dellapé, D. A. 1981. Estratigrafía y evolución paleoambiental de la sucesión maestrichtiano - eoterciaria del Engolfamiento Neuquino (Patagonia septentrional). VII° Congreso Geológico Argentino, Actas 3: 673-711.
- Urien, C. M., Zambrano, J. J. e Yrigoyen, M. R. 1995. Petroleum basins of southern South America, p. 63-77. In A. J. Tankard, R. Suarez, y H. J. Welsink (Eds.),

- Petroleum Basins of South America. American Association of Petroleum Geologist Memoir, 62.
- Vergani G. D., Tankard, A. J., Belotti, H. J. y Welsink, H. J. 1995. Tectonic evolution and paleogeography of the Neuquén basin, Argentina. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 62: 383-402.
- Versluys, J. 1898. Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool Jb Anat 12:161–406.
- Versluys, J. 1936. Kraniaum und Visceralskelett der Sauropsiden. In: Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. y Lubosch, W., editors. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, vol. 4. Berlin: Urban & Schwarzenberg. p 699–808.
- Volkheimer, W. 1973. Observaciones geológicas en el área de Ingeniero Jacobacci y adyacencias, provincia de Río Negro. Revista de la Asociación Geológica Argentina 28: 13-36.
- Vrielynck, B. y Bouysse, P. 2003. The changing face of the Earth: the break-up of pangea and continental drift over the past 250 million years in ten steps. Commission for the geological map of the world. 32pp+ 1 CD Unesco publishing.
- Wagner, A., 1860, Vergleichung der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers von Cirin mid der gleichnamigen Ablagerung im Frankischen Jura: Gelehrte Anz. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., n. 48, p. 390-391.
- Wagner, A. 1852. Neu-aufgefundene Saurier, Überreste aus dem lithographischen Schiefer und dem obern Jurakalke. Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie Wissenschaften München, Mathematisch-physikalische Klasse 6: 661–710.
- Walker, A. D. 1966. *Elachistosuchus*, a Triassic rhynchocephalian from Germany. Nature 211: 583-585.
- Walker, A. D. 1985. The braincase of *Archaeopteryx*. In *The Beginnings of Birds* (ed. M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl & P. Wellnhofer), pp. 123-134. Freunde des Jura-Museums Eichsta tt, Germany.
- Walker, A. D. 1990. A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliott Formation (late Triassic or early Jurassic) of South Africa. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 330: 1-120.
- Walker, W. F. Jr. y Liem, K. F. 1994. Evolution of the Postcranial Skeleton. En *Functional Anatomy of the Vertebrates: an Evolutionary Perspective*, pp. 270. New York. Saunders College Publishing.

- Walls, G. Y. 1981. Feeding ecology of the Tuatara (*Sphenodon punctatus*) on Stephens Island, Cook Strait. New Zealand Journal of Ecology 4: 89-97.
- Watson, D. M. S. 1914. *Pleurosauros* and the homologies of the bones of the temporal region of the lizard's skull. Annals and Magazine of Natural History 14: 84-95.
- Wellborn, V. 1933. Vergleichende osteologische Untersuchungen an Geckoniden, Eublephariden und Uroplatiden. Sber Ges Naturf Fre Berlin 1933:126-199.
- Welman, J. 1995. *Euparkeria* and the origin of birds. South African Journal of Science 91: 533-537.
- Weijs, W. A. 1994. Evolutionary approach of masticatory motor patterns in mammals. Adv. Comp. Environm. Physiol. 18: 281-320.
- Werner, G. 1962. Das Cranium der Brückenechse, *Sphenodon punctatus* Gray, von 58 mm Gesamtlänge. Z Anat Entwicklungsgesch 123: 323-368.
- Wever, E. G. 1978. The reptile ear: its structure and function. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Whiteside, D. I. 1986. The head skeleton of the Rhaetian sphenodontid *Diphydontosaurus avonis* gen. et sp. nov. and the modernizing of a living fossil. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 312: 379-430.
- Wichmann, R. 1924. Nuevas observaciones geológicas en la parte en la parte oriental del Neuquén y en el Territorio del Río Negro. Ministerio de Agricultura, Sección Geología 2: 1-22.
- Wild, R. 1973. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). Abhandlungen Schweizerische Paläontologische Gesellschaft 95: 1-162.
- Wilkinson, M. y Benton, M. J. 1996. Sphenodontid phylogeny and the problems of multiple trees. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 351: 1-16.
- Williston, S.W. 1925. The Osteology of the Reptiles (Harvard University Press, Cambridge). 300 pp.
- Wilson, J. A. 2006. Anatomical nomenclature of fossil vertebrates: standardized terms or 'lingua franca'? Journal of Vertebrate Paleontology 26: 511-518
- Wilson, J. A. y Sereno, P. C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 5: 1-68.
- Winchester, L. y Bellairs, A. d'A. 1977. Aspects of vertebral development in lizards and snakes. Journal of Zoology, Londres. 181: 495-525.

- Worthy, T. H. 2002. Snake in a lake. *New Zealand Geographic* 59: 6-8.
- Worthy, T. H., Tennyson, A. J. D., Jones, C. y McNamara, J. A. 2001. A diverse early-Miocene (15–20Ma) terrestrial fauna from New Zealand reveals snake and mammals. *Geol. Soc. Australia, Abstr.* 68, pp. 174–175.
- Wu, X. -C. 1991. The comparative anatomy and systematics of Mesozoic sphenodontids. Tesis doctoral, McGill University.
- Wu, X. -C. 1994. Late Triassic-Early Jurassic sphenodontians (*Clevosaurus*) from China and the Phylogeny of the Sphenodontida; pp. 38-69 En Fraser, N.C. y Sues, H. D. (Eds.), *In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge y New York.
- Wu, X. -C. 2003. Functional morphology of the temporal region in the Rhynchocephalia. *Can. J. Earth Sci./Rev. Can. Sci. Terre* 40(4): 589-607.
- Young, C. C. 1982. A new fossil reptile from the Lufeng Basin. En *Selected works of C.C. Young*: Beijing, Science Press, p. 36-37 [en chino].
- Yrigoyen, M. R. 1969. Problemas estratigráficos del Terciario de Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina. Ameghiniana* 4: 315-329.
- Yrigoyen, M. R. 1999. Los depósitos cretácicos y terciarios de las cuencas del Salado y del Colorado. En Caminos, R. (Ed), *Geología Argentina, SEGEMAR, Anales* 29: 645-649.
- Zaher, H., y Rieppel, O. 1999. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série II Fascicule a - Sciences de la Terre et des Planètes* 329: 831-837.
- Zalusky, S. B., Gaudin, A. J., Swanson, J. R. 1980. A comparative study of cranial osteology in the North American sand lizards, genus *Uma* (Reptilia: Iguanidae). *Copeia* 2: 296–310.
- Zittel, Karl A., 1887-1890. *Hanbuch der Palaeontologie. I. Abtheilung, Palaeozoologie. III. Band., Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves. Druck und Verlag Von R. Oldenbourg: Munchen und Leipzig, p.1-900.*
- Zug, G. R. 1993. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press, San Diego.



APÉNDICE 1
------------

**Tabla de medidas de *Kaikaifilusaurus avelasi***

MANDÍBULA		
REGIÓN	MPCA 300 (tamaño en mm.)	HM1 (tamaño en mm.)
Largo máximo del dentario	97	115
Largo máximo de la mandíbula	102	120
Altura máxima de la mandíbula en la sínfisis	18	18
Altura máxima de la mandíbula en el proceso coronoideo	26	31
Altura máxima de la parte pre-coronoidea de la mandíbula (incl. dientes)	22	28
Altura mínima post-sinfisial de la mandíbula	16	16
Longitud de la zona dentada (incluye zona edéntula)	57	69
Longitud medida desde límite anterior del proceso coronoideo hasta el fin del proceso posterior del dentario	37	47
Longitud medida desde límite anterior del proceso coronoideo hasta la sínfisis	60	73
Longitud de la base del hueso coronoides	14	18
Altura del proceso coronoideo desde la base del último diente	8	10
Altura del último diente	4,5	6,5

EXTREMIDADES (MPCA 308)			
MIEMBRO ANTERIOR			
Descripción	Caracter medido	Dimensión (mm)	Comentarios
Húmero	Largo	47	Medida real total incierta
	Ancho Proximal	-	Extremo proximal roto
	Ancho Distal	-	Extremo distal cubierto
Ulna	Largo	32	Completo
	Ancho Proximal	10	Completo
	Ancho Distal	6 ó 7	Completo
Radio	Largo	31	Completo
	Ancho Proximal	9	Completo
	Ancho Distal	8	Completo
Metacarpal	Largo	14	Completo
	Ancho Proximal	6	Completo
	Ancho Distal	5	Completo
Falange	Largo	9	Completo
	Ancho Proximal	6	Completo
	Ancho Distal	5	Completo
Falange Ungueal	Largo	6	Completo
	Ancho Proximal	5	Completo
	Ancho Distal	2	Completo
Miembro posterior			
Descripción	Caracter medido	Dimensión (mm)	Comentario
Fémur	Largo	52	Completo
	Ancho Proximal	15	Completo
	Ancho Distal	17	Completo
Tibia	Largo	38	Completo
	Ancho Proximal	13	Completo
	Ancho Distal	11	Completo
Fíbula	Largo	36	Completo
	Ancho Proximal	3	Completo
	Ancho Distal	4	Completo

APÉNDICE 2
------------

Caracteres y estados de carácter utilizados para el análisis filogenético. Los autores son incluidos entre paréntesis. Los caracteres no propios se han obtenido o modificado de las siguientes fuentes: Rasmussen y Callison (1981); Benton (1985); Gauthier *et al.* (1988); Evans (1988); Fraser y Benton (1989); Wu, (1994); Sues *et al.* (1994); y Reynoso (1996; 1997; 1998; 2000).

Listado de los 67 caracteres y matriz de datos utilizados para analizar las relaciones filogenéticas de *Kaikaifilusaurus avelasi*. Con respecto a la codificación de Apesteguía y Novas (2003) se han modificado algunos estados de carácter y la codificación de otros caracteres para algunos taxones (ver carácter 3, 24 por 120542, 25, 33, 42, 43, 45, 50, 52 y 59 LACM 135639).

### Listado de Caracteres

0, Índice región anteorbitaria / largo craneano (Reynoso, 1996, carácter 1; Wu, 1994, carácter 11 y 12; Sues, 1994, carácter 11; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 1): (0) mayor ó igual a 1/3 (33% de Sues); (1) entre 1/3 y 1/4 (25-33% de Sues); (2) menor ó igual a 1/4 (25% de Sues).

1, Diámetro de la órbita / largo craneano (Reynoso y Clark, 1998, carácter 49; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 2): 1/3 o más (0); menos de 1/3 (1).

2, Índice fenestra supratemporal / largo de la órbita (Sues *et al.*, 1994, carácter 12; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 3): Menos de 75% (0); Mas de 75% (1).

3, Índice fenestra supratemporal / largo craneano (Reynoso, 1996, carácter 2; Wu, 1994, carácter 13; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 4): Menor o igual a 1/4 (0); Mas de 1/4 (1).

4, Índice fenestra infratemporal / largo craneano (Reynoso, 1996, carácter 3; Wu, 1994, carácter 14; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 5): Menor o igual a 1/4 (0); Más de 1/4 (1).

5, Maxilar con proceso premaxilar... (Reynoso, 1996, carácter 4; Wu, 1994, carácter 1; Sues *et al.*, 1994, carácter 2; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 6): elongado (0); reducido (1).

6, Participación del maxilar en el margen de la naris externa (Sues *et al.*, 1994, carácter 1; Reynoso, 1997, carácter 43; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 7): participa (0); excluido por proceso del premaxilar (1).

7, Maxilar con su parte posterior... (Reynoso, 1996, carácter 5; Wu, 1994, carácter 2; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 8): delgada o afinándose (0); amplía dorsoventralmente (1).

8, Lacrimal\_ (Reynoso, 1996, carácter 6; Wu, 1994, carácter 3; Sues *et al.*, 1994, carácter 3; Apesteguía y Novas, 2003, carácter 9): presente (0); ausente (1).

9, Yugal con proceso dorsal.. (Reynoso, 1996, caracter 7; Wu, 1994, caracter 9; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 10): amplio y corto (0); largo y delgado (1).

10, Prefrontal y postfrontal con fuertes rugosidades (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 11): ausente (0); presente (1).

11, Contacto prefrontal - yugal (Sues *et al.*, 1994, caracter 4; Reynoso, 1997, caracter 44; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 12): ausente (0); presente (1).

12, Postorbital con reborde dorsal fuerte y fuerte concavidad ventrolateral (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 13): ausente (0); presente (1).

13, Frontales (Reynoso, 1996, caracter 8; Wu, 1994, caracter 4; Sues *et al.*, 1994, caracter 5; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 14): separados (0); fusionados (1).

14, Parietales (Reynoso, 1996, caracter 9; Wu, 1994, caracter 5; Sues *et al.*, 1994, caracter 6; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 15): separados (0); fusionados (1).

15, Ancho parietal (entre los pasajes supratemporales) respecto al ancho interorbital (Reynoso, 1996, caracter 10; Wu, 1994, caracter 6; Sues *et al.*, 1994, caracter 7, que lo llama: Parietales con ancho intertemporal respecto al ancho interorbital; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 16): más ancho (0); más angosto (1).

16, Cresta parietal (Reynoso, 1996, caracter 11; Wu, 1994, caracter 7; Sues *et al.*, 1994, caracter 8; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 17): ausente (0); presente (1).

17, Parietal de borde posterior... (Reynoso, 1996, caracter 12; Wu, 1994, caracter 8; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 18): muy curvado hacia adentro o cóncavo (0); suave curvatura hacia adentro o convexo (1).

18, Posición del forámen parietal con respecto al margen anterior de la fenestra supratemporal (Reynoso, 1996, caracter 13; Wu, 1994, caracter 10; Sues *et al.*, 1994, caracter 10; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 19): posterior (0); igual o anterior (1).

19, Barra temporal inferior (Reynoso, 1996, caracter 14; Wu, 1994, caracter 17; Sues *et al.*, 1994, caracter 15; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 20): alineada con la línea dentaria del maxilar (0); curvada (lateralmente para Sues'94) más allá del límite de la cámara abductora (1).

20, Barra temporal inferior (Reynoso, 1996, caracter 15; Wu, 1994, caracter 18; Sues *et al.*, 1994, caracter 16, los últimos dos con polaridad revertida; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 21): incompleta (con el proceso posteroventral del jugal poco desarrollado o ausente)(0); completa (con el proceso posteroventral del jugal bien desarrollado)(1).

21, palatinos (Reynoso, 1996, caracter 16; Wu, 1994, caracter 33; Sues *et al.*, 1994, caracter 29; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 22): adelgazándose posteriormente (0); ensanchándose relativamente hacia atrás (1).

22, Contacto anterior entre los pterigoideos (Reynoso, 1997, caracter 48; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 23): ausente (0); escaso (1); amplio (2).

23, Procesos posteromediales de los pterigoides separados, dejando entre ellos una vacuidad o fenestra (Reynoso, 1997, caracter 47; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 24): de amplia abertura posterior (0); de abertura posterior tan amplia como la vacuidad misma (1); casi cerrada por el proceso posteromedial de los pterigoides (2).

24, Pterigoides con la región central entre las 3 ramas del hueso... (Reynoso, 1996, caracter 17; Wu, 1994, caracter 34; Sues *et al.*, 1994, caracter 30; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 25): corta (0); elongada (1).

25, Pterigoides (Reynoso, 1996, caracter 18; Wu, 1994, caracter 35; Sues *et al.*, 1994, caracter 32; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 26): formando el margen de la fenestra suborbital (0); excluidos del margen de la fenestra suborbital (1).

26, Fenestra suborbital encerrada por... (Sues *et al.*, 1994, caracter 33; Reynoso, 1997, caracter 46; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 27): más de dos huesos (incluye al maxilar) (0); sólo por el ectopterigoides y el palatino (maxilar excluido) (1).

27, Forámen Q-QY (Reynoso y Clark, 1998, caracter 51; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 28): pequeño (0); agrandado (1).

28, Forámen Q-QY ubicado... (Reynoso y Clark, 1998, caracter 52; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 29): entre Q and QY (0); enteramente en el Q (1).

29, Q-QY con emarginación o concavidad posterior ("conch") (Reynoso y Clark, 1998, caracter 50; Evans, 1988, caracter K23; Sues *et al.*, 1994, caracter 18; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 30): pronunciada (0); reducida (1). Para Reynoso, este carácter es autapomórfico de *Sphenodon* y no informativo.

30, Supratemporal... (Sues *et al.*, 1994, caracter 9; Reynoso, 1997, caracter 45; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 31): presente (0); fusionado o ausente (1).

31, Movimiento mandibular inferido (Reynoso, 1996, caracter 19; Wu, 1994, caracter 36; Sues *et al.*, 1994, caracter 34; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 32): ortal (0); propalinal (1).

32, Grado de propalinalidad: Longitud en que los palatinos se mantienen paralelos a los maxilares (similar a Reynoso, 1996, caracter 35; Wu, 1994, caracter 30; Sues *et al.*, 1994, caracter 26; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 33): hilera palatal pequeña, paralelismo restringido a la region anterior (0); agrandada, palatinos acompañando al maxilar en la mitad de su recorrido (1); palatinos acompañando al maxilar en toda su extensión, eupropalinales (2).

33, Mandíbula del adulto con su región anterior (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 34): dentada (0); edéntula (1). Este caracter no se ha aplicado a *Zapatadon* dada su temprana edad ontogenética.

34, Mandíbula con sínfisis de tipo... (Reynoso, 1996, caracter 21; Benton, 1985, caracter Z13, estados 2 y 3 agregados por Apesteguía y Novas, 2003, caracter 35): grácil (0); amplio (1); amplio con un proceso posteroventral agudo (2); amplio con un proceso ventromedial redondeado pero bien definido (3).

35, Mandíbula con sínfisis proyectada anteromedialmente (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 36): ausente (sínfisis vertical sin proyecciones ventrales) (0); presente (sínfisis proyectada anterodorsalmente con el margen rostral formando un ángulo mayor a 120° con respecto al margen ventral del dentario) (1); sínfisis vertical con proyecciones ventrales (verticalidad por reversión).

36, Mandíbula con un desarrollo dorsal anteromedial de la sínfisis (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 37): ausente o moderado (0); bien proyectada anterodorsalmente, en forma comparable a un caniniforme (1).

37, Mandíbula con forámen (Reynoso, 1996, caracter 22; Benton, 1985, caracter Z15; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 38): pequeño (0); grande (1).

38, Mandíbula con su faceta glenoidea (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 39): pobremente diferenciada, sin una cresta central (0); elongada y de superficie asimétrica, con una fuerte cresta central anteroposterior (1); faceta simétrica con fuerte cresta central anteroposterior (2).

39, Proceso coronoides del dentario (Reynoso, 1996, caracter 24; Wu, 1994, caracter 16; Sues et al., 1994, caracter 14; último estado adicionado por Apesteguía y Novas, 2003, caracter 40): Corto, débil ó ausente (menos de la mitad de la altura mandibular) (0); pronunciado (similar a la mitad de la altura mandibular) (1); alto (tanto como la altura total mandibular) (2).

40, Mandíbula con proceso retroarticular (Reynoso, 1996, caracter 25; Wu, 1994, caracter 19; Sues *et al.*, 1994, caracter 17, último estado adicionado por Apesteguía y Novas, 2003, caracter 41): pronunciado (0); reducido y proyectado caudalmente (1), reducido y curvado dorsalmente (2).

41, Dentario con proceso posterior... (modificado de Sues *et al.*, 1994, caracter 13; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 42): corto, no alcanza la zona glenoidea (0); elongado, llega bajo la zona glenoidea (1); muy largo, llega hasta el final de la zona glenoidea (2).

42, Implantación dentaria "marginal" según Sues (Reynoso, 1996, caracter 26; Wu, 1994, caracter 21, modificado; Sues *et al.*, 1994, caracter 19, modificado; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 43): pleurodonte (0); acrodoncia restringida a los dientes posteriores (1); completamente acrodonte (2).

43, Reemplazo dentario (Reynoso, 1996, caracter 27; Benton, 1985, caracter Z8; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 44; último estado adicionado aquí): alternado (0); por adición al fondo del dentario (1); sin reemplazo apreciable en juveniles y adultos, sólo dentición adicional (2).

44, Regionalización dentaria con dientes juveniles pequeños (eclosionales) en la región anterior del maxilar y dentario (Reynoso, 1996, caracter 30; Benton, 1985, caracter Z7; últimos dos estados adicionados por Apesteguía y Novas, 2003, caracter 45): ausente, sólo implantación pleurodonte (0); presente, con eclosionales pleurodonte (1); presente, con eclosionales, sucesionales y adicionales acrodonte (2); ausentes, sólo con adicionales acrodonte (3).

45, Dientes sucesionales caniniformes anteriores en maxilares y dentarios (Reynoso, 1996, caracter 31; Gauthier *et al.*, 1988, caracter 51; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 46): ausente (0); presente (1).

46, Dientes marginales (dentarios y maxilares) con facetas de desgaste laterales ó mediales... (Reynoso, 1996, caracter 28; Wu, 1994, caracter 27; Sues *et al.*, 1994, caracter 23; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 47): ausentes o pobremente definidas (0); bien establecidas (1).

47, Ancho marginal de los dientes (Reynoso, 1996, caracter 29; Fraser y Benton, 1989, caracter 27; un estado adicionado por Apesteguía y Novas, 2003, caracter 48): de sección circular, igual o menor que el largo (0); cuadrangulares, tan largos como anchos (1); rectangulares, más anchos que largos (2).

48, N° de dientes premaxilares (Reynoso, 1996, caracter 32; Wu, 1994, caracter 22, 23 y 24 combinados; Sues *et al.*, 1994, caracter 20; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 49): Más de siete (0); siete a cuatro (1); tres o menos (2).

49, Estructura de los dientes premaxilares en adultos (Reynoso, 1996, caracter 33; Wu, 1994, caracter 25; Sues *et al.*, 1994, caracter 21; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 50): individualizables (discretos)(0); formando un pico óseo (1).

50, dientes maxilares posteriores (Reynoso, 1996, caracter 34; Wu, 1994, caracter 26 and 29; Sues *et al.*, 1994, caracter 22, con un estado adicional agregado por Apesteguía y Novas, 2003, caracter 51): conos simples (0); con rebordes posteromediales pequeños en al menos un diente (1); con rebordes posteromediales extensos en la mayoría de los dientes (2).

51, dientes maxilares con reborde anterolateral (en relación a la dentición compleja de los eilenodontinos) (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 52): ausente (0); presente (1).

52, N° de hileras de dientes palatinos (Reynoso, 1996, caracter 36; Wu, 1994, caracter 31; Sues *et al.*, 1994, caracter 27; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 53): Mas de una (0); una sola hilera más un diente adicional relictual (1); una hilera única (2).

53, Dientes palatinos con rebordes (Reynoso, 1996, caracter 37; Fraser y Benton, 1989, caracter 15; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 54): ausentes (0); presentes (1).

54, palatino con diente empalador hipertrofiado en la region anterior (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 55): ausente (0); presente (1).

55, N° de hileras de dientes pterigoideos (Reynoso, 1996, caracter 38; Wu, 1994, caracter 32; and Sues *et al.*, 1994, caracter 28, modificadas; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 56): tres o más (0); dos hileras (1); una hilera o ninguna (2).

56, Dientes del dentario con rebordes anterolaterales (Reynoso, 1996, caracter 39; Wu, 1994, caracter 28; Sues *et al.*, 1994, caracter 24; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 57): ausentes (0); presentes, al menos en un diente (1).

57, Dientes del dentario con rebordes anteromediales (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 58): ausentes (0); presentes (1).

58, Dientes adicionales posteriores de adultos con crestas (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 59): ausentes (0); presentes (1).

59, segunda vértebra sacra con proceso posterior (Reynoso, 1996, caracter 40; Gauthier *et al.*, 1988, caracter 88, modificado; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 60): pequeño (0); prominente (1); ausente (2).

60, isquión con borde posterior... (Reynoso, 1996, caracter 41; Evans, 1988, caracter K14; Fraser y Benton, 1989, caracter 4; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 61): continuo entre el acetábulo y la sínfisis media (0); con tubérculo en su extremo posterior (1); con proceso posterior muy prominente (2).

61, Proporción del húmero con respecto a la columna presacra (Reynoso, 1996, caracter 42; Fraser y Benton, 1989, caracter 29; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 62): 0,2 o menos (0); Más de 0,2 (1).

62, Proporción de la tibia con respecto a la columna presacra (Reynoso, 1996, caracter 42; Fraser y Benton, 1989, caracter 29; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 63): 0,25 o menos (0); Más de 0,25 (1).

63, Proporción del fémur con respecto a la columna presacra (Reynoso, 1996, caracter 42; Fraser y Benton, 1989, caracter 29; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 64): 0,3 o menos (0); Mayor o igual a 0,3 (1).

64, Proporción del radio con respecto a la columna presacra (Reynoso, 1996, caracter 42; Fraser y Benton, 1989, caracter 29; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 65): 0,15 o menos (0); Mayor o igual a 0,15 (1).

65, Medida absoluta del cráneo (Apesteguía y Novas, 2003, caracter 66): pequeño, cráneo menor a 30 mm (0); mediano, cráneo de 30-90 mm (1); grande, cráneo mayor a 100 mm (2).

66, Postzigapófisis con el borde dorsal (Reynoso, 2000, caracter 53; Apesteguía y Novas, 2003, caracter 67): plano, con articulación en escalón (0); inflado, con articulación horizontal (1).



# APENDICE 3

## Matriz de datos

SQUAMATA	0XX0X	0?00X	0?000	00000	00000	00000	0---	0	?0-00	00000	00000	00000	00000	00000	00--	0	200?0	10000	-0
Diphyacantosaurus avensis	10000	00010	00010	00001	00100	00000	10100	00101	01X11	00010	00000	00? ?1	10000	00					
Brachyrhinodon taylori	21111	10111	00?00	00001	10120	? ? ? ? ?	?0? ?1	101?1	01212	01021	101? ?	1? ? ? ?	?0000	? ?					
Homoeosaurus	0X000	00110	00?00	00X11	11200	10? ? ?	10? ?1	101?1	11212	01021	200? ?	21? ?1	21111	00					
Kallimodon	01110	?011?	00?00	11111	11200	10? ? ?	101?1	001?2	01212	01021	202? ?	21011	20000	01					
Sapheosaurus	11?10	0?1?0	? ? ?00	11111	01100	1? ? ? ?	? ? ?11	001?2	0? - ?	0 - -21	-0? ? ?	? - -1	20? ? ?	11					
Palaeopleurosaurus	01110	00010	00101	11200	00211	00110	10011	1-1?1	01212	01021	2?200	21? ?1	10000	10					
Clevosaurus hudsoni	21111	11111	01000	10001	10210	11000	00112	00111	01212	01021	20110	11011	10000	00					
Pamizinsaurus	? ? ? ? ?	?1? ? ?	0? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	1? ? ?0	001-2	101?1	1?212	0?02?	? ?2? ?	?1?1?	? ? ? ? ?	00					
Zapatadon ejidoensis	10-01	? ?01?	?1? ?1	?1?1?	10221	0?101	01? -1	11? ?1	? ?212	0?0? ?	1?2? ?	2? ? ? ?	? ? ? ? ?	0?					
Sphenodon punctatus	11111	00111	00100	11111	11221	10101	11211	20111	11212	11021	10211	21002	10000	10					
Cynosphenodon huizachalensis	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	1? ? ? ?	?1? ?1	11? ?1	? ?212	11021	00? ? ?	?10? ?	? ? ? ? ?	0?					
Opisthias	?1? ? ?	11111	21100	11?11	?1220	? ? ? ? ?	?1213	111?0	112X3	0112?	2?210	21111	? ? ? ? ?	1?					
Toxolophosaurus cloudf	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	?1?13	111?0	? ?223	012? ?	? ? ? ? ?	?11? ?	? ? ? ? ?	1?					
Eilenodon robustus	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	1? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	? ? ? ? ?	?1?13	? ?120	22223	0122?	21210	?111?	? ? ? ? ?	2?					
Kaikiaifilusaurus avelasi	01100	11111	11100	11111	01220	10000	11213	11120	22223	01221	21210	21111	? ? ? ? ?	21					

Nota: [01]:X; [12]:Y

APÉNDICE 4
------------

## Mapeo de sinapomorfías en nodos importantes (APO)

## Sphenodontidae (nodo 20)

- Caracter 3: 0 --> 1 (para el carácter 3, en el nodo 20, el estado 0 pasa a 1)
- Caracter 15: 0 --> 1
- Caracter 33: 0 --> 1
- Caracter 34: 0 --> 1
- Caracter 35: 0 --> 1
- Caracter 42: 0 --> 2
- Caracter 46: 0 --> 1
- Caracter 49: 0 --> 1
- Caracter 50: 0 --> 2
- Caracter 56: 0 --> 1

## Clevosauridae (nodo 18)

- Caracter 0: 0 --> 2
- Caracter 4: 0 --> 1
- Caracter 5: 0 --> 1
- Caracter 9: 0 --> 1
- Caracter 23: 0 --> 2
- Caracter 55: 2 --> 1

## Opisthodontia (nodo 29)

- Caracter 34: 1 --> 3
- Caracter 39: 1 --> 0
- Caracter 43: 1 --> 2
- Caracter 44: 2 --> 3
- Caracter 47: 0 --> 2
- Caracter 57: 0 --> 1
- Caracter 65: 0 --> 1

Eilenodontinae (nodo 30, sin *Toxolophosaurus*)

Nodo 30:

Character 40: 1 --> 2

Character 41: 1 --> 2

Character 65: 1 --> 2

**Sphenodontinae (nodo 25)**

Character 0: 0 --> 1

Character 4: 0 --> 1

Character 24: 0 --> 1

Character 27: 0 --> 1

Character 29: 0 --> 1

Character 50: 2 --> 1

**Otros datos:**

*Diphydontosaurus:*

Character 0: 0 --> 1

Character 13: 0 --> 1

Character 55: 2 --> 0

*Brachyrhinodon:*

Character 15: 1 --> 0

Character 22: 2 --> 1

Character 50: 2 --> 1

*Homoeosaurus:*

Character 2: 1 --> 0

Character 15: 1 --> 0

Character 52: 2 --> 0

Character 61: 0 --> 1

Character 62: 0 --> 1

Character 63: 0 --> 1

Character 64: 0 --> 1

*Kallimodon:*

Sin autapomorfías

*Sapheosaurus:*

Character 0: 0 --> 1

Character 20: 1 --> 0

Character 22: 2 --> 1

Character 65: 0 --> 1

*Palaeopleurosauros:*

Character 14: 0 --> 1

Character 17: 0 --> 2

Character 23: 0 --> 1

Character 24: 0 --> 1

Character 27: 0 --> 1

Character 28: 0 --> 1

Character 32: 1 --> 0

Character 65: 0 --> 1

*Clevosaurus hudsoni:*

Character 23: 2 --> 1

Character 35: 1 --> 0

*Pamizinsaurus:*

Character 24: 0 --> 1

Character 40: 0 --> 1

*Zapatadon:*

Character 1: 1 --> 0

Character 7: 1 --> 0

Character 14: 0 --> 1

Character 21: 1 --> 0

Character 25: 1 --> 0

Character 30: 1 --> 0

*Sphenodon:*

Character 35: 1 --> 2

Character 36: 1 --> 0

Character 65: 0 --> 1

*Cynosphenodon:*

Character 50: 1 --> 0

*Opisthias:*

Character 47: 2 --> 1

*Toxolophosaurus:*

Sin autapomorfías

*Eilenodon:*

Sin autapomorfías

*Kaikaiifilusaurus avelasi:*

Sin autapomorfías

Nodo 17:

Sin sinapomorfías

Nodo 19:

Character 7: 0 --> 1

Character 20: 0 --> 1

Character 25: 0 --> 1

Character 53: 0 --> 1

Nodo 21:

Character 3: 1 --> 0

Character 40: 0 --> 1

Nodo 22:

Character 17: 0 --> 1

Character 18: 0 --> 1

Character 21: 0 --> 1

Nodo 23:

Character 35: 1 --> 0

Character 39: 1 --> 2

Character 66: 0 --> 1

Nodo 24:

Character 6: 0 --> 1

Character 34: 1 --> 2

Nodo 26:

Character 9: 0 --> 1

Character 23: 0 --> 2

Character 31: 0 --> 1

Character 36: 0 --> 1

Nodo 27:

Character 45: 0 --> 1

Nodo 28:

Sin sinapomorfías